Nicht für den Austausch

Zoologie

Die Regeneration des Schwanzes bei jungen Forellen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades bei
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

vorgelegt von

Hans Heger
aus Breslau

Breslau 1939

Breslauer Genossenschafts-Buchdruckerei E. G. m. b. H., Breslau 1, Ursulinerstr. 1

D 2

Referent: Professor Dr. Goetsch
Korreferent: Professor Dr. Wunder

Examen rigorosum: 22. Februar 1939

Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Arbeit ist in der Zeitschrift „Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen" 139. Band, 3. Heft erschienen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

DIE REGENERATION DES SCHWANZES BEI JUNGEN FORELLEN.

Von

HANS HEGER.

Mit 30 Textabbildungen (33 Einzelbildern).

(Eingegangen am 25. März 1939.)

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Fragestellung und Rückblick 393
II. Material und Methoden 395
III. Morphologische Ergebnisse 396
1. Entfernung eines Teiles der Schwanzflossenanlage 396
2. Entfernung von einigen Flossenstrahlen 397
3. Schrägschnitte durch die Schwanzflosse 400
4. Der Regenerationsverlauf nach Entfernung der gesamten Schwanzflosse 400
5. Querschnitt vor dem After 402
6. Besprechung der Ergebnisse 402
7. Zusammenfassung 406
IV. Histologische Ergebnisse 406
1. Der Wundverschluß 408
2. Die Regeneration der Epidermis 408
3. Die Vorgänge im lockeren Bindegewebe 413
4. Die Regeneration der Muskulatur 415
5. Die Regeneration der Chorda dorsalis 421
6. Die Regeneration des Rückenmarkes 423
7. Die Regeneration des Afters 426
8. Die Regenerationserscheinungen im Bereich der Schwanzflosse . . 427
a) Die Regeneration der Basalknorpel 427
b) Die Regeneration der Flossenstrahlen 429
V. Das Problem der Herkunft des Regenerationsmaterials 429
VI. Zusammenfassung 433
VII. Literaturverzeichnis 434

I. Fragestellung und Rückblick.

Die Fähigkeit der Fische, verloren gegangene Flossenteile zu ersetzen, ist durch zahlreiche Untersuchungen erwiesen. Die meisten Autoren kamen dabei zu dem bereits von BROUSSONET (1786) festgestellten Ergebnis, daß nur dann eine vollständige Regeneration erfolgt, wenn bei der Verletzung noch Reste aller Flossenstrahlen erhalten bleiben. Da man bei jungen Tieren häufig ein besseres Regenerationsvermögen beobachtet hat, könnte man annehmen, daß junge Fischbrut, auch nach Entfernung der gesamten Schwanzflossenanlage mit allen basalen Teilen, eine normale Flosse regenerieren kann. Die darüber angestellten Untersuchungen

hatten aber ganz verschiedene Ergebnisse, so daß einige Autoren (z. B. Maglio 1926, Maschtaler 1938) die Ansicht vertraten, daß der Regenerationserfolg von verschiedenen Faktoren abhängt, und daß neben dem Alter auch die Artzugehörigkeit der Versuchstiere von Bedeutung ist.

Die ersten Versuche mit Fischbrut machte Bert (1863), der jungen Bachforellen und Äschen („*Ombres communes*") im Alter von 3—8 Tagen nach dem Schlüpfen den Schwanz abschnitt und eine Regeneration feststellen zu können glaubte, weil sich am Hinterende eine 1 mm lange Vorwölbung gebildet hatte. Da aber seine letzten Versuchstiere am 10. Tage nach der Operation starben, konnte er die weitere Entwicklung nicht verfolgen und schrieb daher: „des nouvelles expériences mieux dirigées seront nécessaires pour démontrer d'une manière incontestable qu'il y a eu réintégration véritable." Eine Mitteilung über die Wiederholung seiner Experimente hat Bert allerdings nicht veröffentlicht. Barfurth (1891 a) schreibt über Versuche mit jungen Forellen [nach einer späteren Mitteilung (Barfurth 1901) sind die Tiere allerdings erst einige Tage nach dem Schlüpfen operiert worden]: „Ich selber habe ... vor mehreren Jahren jungen Forellen Stücke der Schwanzflosse exstirpiert, aber nur eine Wundheilung, keine Neubildung erzielt." Dagegen fanden Nusbaum und Sidoriak (1900), daß bei eben geschlüpften Bachforellen „fast alle Gewebe und Organe nach künstlichen Verletzungen im höchsten Grade regenerationsfähig sind"; genaue Angaben über den Umfang der Regeneration und morphologische Einzelheiten fehlen in dieser rein histologischen Arbeit. In zwei weiteren Veröffentlichungen glaubt Nusbaum (1903 und 1907), bei jungen Bach- und Regenbogenforellen ein außerordentliches Regenerationsvermögen feststellen zu können. Danach soll der ganze postanale Schwanz mit sämtlichen Myomeren regenerieren. Erst bei Querschnitten vor dem After ist die Regeneration unvollständig, da von den entfernten 23—25 Segmenten nur 6—7 ersetzt werden. In diesem Falle wird am Hinterende zunächst eine anal-caudale Flossenanlage gebildet, von der sich die Schwanzflosse erst später abtrennen soll. Die Angaben Nusbaums und Sidoriaks wurden als ein Beweis für das bessere Regenerationsvermögen von Embryonen in fast alle Lehrbücher über Regeneration aufgenommen und in vielen Arbeiten bis in die jüngste Zeit zitiert. Eine Bestätigung von anderer Seite haben die Befunde der beiden Autoren nicht erhalten. Goetsch und Schindler (1934) fanden im Gegenteil bei Bach-, See- und Regenbogenforellenbrut, die etwa einen Monat nach dem Schlüpfen operiert wurde, daß das abgetrennte Hinterende nicht regeneriert; zu dem gleichen Ergebnis kam Kazancev (1935) bei Lachsen *(Salmo salar)*, „die noch einen großen Dottersack besaßen". In Fortsetzung früherer Versuche berichtet Schindler (1938), „daß bei Forellenlarven, deren Hinterende entfernt wurde, kein Nachwachsen des Hinterendes mehr stattfindet, wie es Nusbaum und Sidoriak beschrieben ... Bei dem größten Teil der Tiere

trat bloß Wundverschluß ein." Bei jungen *Fundulus* konnte BIRNIE (1934) nach Abtragung der ganzen Schwanzflossenanlage ebenfalls keine Regeneration feststellen, sondern nur eine Verheilung der Wunde. Ähnliches beschreibt TSCHEKANOWSKAJA (1935) von Ammocoeten; ihre Angaben widerlegen die Deutung eines Naturfundes durch STUDNIČKA (1912).

Die vorliegende Arbeit soll durch Wiederholung und Nachprüfung der NUSBAUMschen Versuche die vorhandenen Widersprüche klären und zugleich eine morphologische und histologische Darstellung des Regenerationsverlaufs geben.

II. Material und Methoden.

Für meine Untersuchungen, die in den Jahren 1935—1938 durchgeführt wurden, verwandte ich das gleiche Material und dieselbe Operationstechnik wie NUSBAUM und SIDORIAK.

Jungen Bachforellen (*Trutta fario* L.) und Regenbogenforellen (*Trutta iridea* W. GIBB.) wurde sofort nach dem Verlassen der Eihüllen durch einen Querschnitt mit einer scharfen Schere ein mehr oder weniger großes Stück des Hinterendes abgeschnitten, so daß alle Übergänge von der Abtragung eines kleinen Teiles der Schwanzflossenanlage bis zu Schnitten vor dem After erzeugt wurden. Bei einigen Fischchen entfernte ich nur den dorsalen oder ventralen Teil der Schwanzflossenanlage. Nach einer nochmaligen Prüfung der Schnittführung trennte ich die operierten Tiere in verschiedene Serien. Insgesamt operierte ich 345 Bach- und 787 Regenbogenforellen.

Die jungen Forellen wurden zuerst in unbepflanzten Glasbecken mit fließendem Wasser gehalten, später nur bei guter Durchlüftung, da sie so am wenigsten unter Infektionskrankheiten litten. Um Verletzungen durch gegenseitiges Beißen zu vermeiden, mußten sie später einzeln in kleine Glasbecken gesetzt werden. Als Nahrung erhielten die Fische nach der Aufzehrung des Dottersackes zuerst Plankton, später Cyclopiden, Daphnien und Enchyträen. Die großen Tiere wurden vor allem mit Regenwürmern und Chironomidenlarven gefüttert.

Trotz des außerordentlichen Blutverlustes wurde der Eingriff meist gut überstanden; die Verluste waren im allgemeinen kaum höher als bei den nicht operierten Kontrolltieren. Nur bei den vor dem After durchschnittenen Fischchen war die Sterblichkeit sehr groß, und nur wenige Tiere dieser Serien konnten bis zur Nahrungsaufnahme gehalten werden. Etwa 2—4 Wochen nach dem Schlüpfen trat mitunter starke Pilzinfektion und Dotterblasenwassersucht auf, die bei manchen Versuchsreihen zum Teil erhebliche Verluste forderten. Bäder von Kaliumpermanganat und Antidiscrassicum, die gegen die Verpilzung angewandt wurden, hatten nur geringen Erfolg. Bei allen Krankheiten waren die Regenbogenforellen viel widerstandsfähiger als die Bachforellen. Nach dem Verschwinden des Dottersackes waren die Verluste sehr selten, vorausgesetzt, daß die Fische einzeln gehalten wurden.

Zur Fixierung, die in verschiedenen Zeitabständen von 5 Min. bis 109 Tage nach der Operation vorgenommen wurde, bewährten sich besonders Susa, Sublimat-Eisessig und ZENKER-Eisessig, ferner Bouin, Bouin-Hollande und ZENKER-Formol (MAXIMOW). Die Einbettung erfolgte meist nach PETERFI über Methylbenzoat-Celloidin und Benzol in Paraffin; gute Ergebnisse lieferte auch die Carbol-Xylol-Einbettung nach ROONWAL, dagegen hat sich das Dioxan (GRAUPNER) nicht bewährt. Zur Kernfärbung benutzte ich vor allem das Eisentrioxyhämatein (HANSEN) und

das Hämatein (Ide-Rozas) und zur Gegenfärbung Eosin, Orange-Eosin, Chromotrop 2 R und Pikrofuchsin. Außerdem wurden noch angewandt die Azanfärbung, Orange-Eosin-Toluidinblau (Dominici), Methylblau-Eosin (Mann) und das Hämatoxylin (Heidenhain). Die üblichen Färbezeiten mußten im allgemeinen erheblich verlängert werden.

III. Morphologische Ergebnisse.

Zur Zeit des Schlüpfens sind die unpaaren Flossen der jungen Bach- und Regenbogenforellen noch sehr wenig ausdifferenziert. Sie entstehen erst im Laufe der weiteren Entwicklung aus dem Flossensaum, der sich auf der Dorsal- und Ventralseite des Körpers vom Kopf bis zum After hinzieht. Während die Fettflosse in den meisten Fällen überhaupt nicht erkennbar ist, heben sich die Anlagen der Rücken- und Afterflosse als kleine milchig-trübe Ausbuchtungen des sonst durchsichtigen Flossensaumes ab. Im Bereich der Schwanzflosse sind bei den meisten Tieren etwa 5—7 Flossenstrahlen und etwa 4—5 Basalknorpel entwickelt, doch wies schon Lotz (1864) darauf hin, „daß eben ausgeschlüpfte Tierchen auf ziemlich verschiedener Entwicklungsstufe stehen können". So kann man innerhalb einer Serie neben Tieren mit einer größeren Zahl von Flossenstrahlen auch solche finden, bei denen weder ein Basalknorpel, noch ein Flossenstrahl erkennbar ist. Die Anlagen der Flossenstrahlen sind aber nach Birnie (1934) bereits vor dem Sichtbarwerden vorhanden. Die genaue Festlegung der Schnittführung ist unter diesen Umständen unmöglich, denn wenn durch den Schnitt nur alle zur Zeit der Operation erkennbaren Flossenstrahlen und Basalknorpel entfernt wurden, können die Tiere noch die Anlagen der nicht ausdifferenzierten Strahlen in den proximalen Flossenteilen besitzen, die erst im Laufe der weiteren Entwicklung in Erscheinung treten.

1. Entfernung eines Teiles der Schwanzflossenanlage.

Wird bei der Operation nur ein Teil der Schwanzflossenanlage abgeschnitten, so daß von allen Strahlen noch Reste erhalten bleiben, dann wird der Verlust sehr rasch ersetzt. Je nach der Größe ist der Defekt in 14 Tagen bis 4 Wochen regeneriert und die Flosse von der nicht operierter Tiere nicht zu unterscheiden. Eine Abwinklung der Strahlen nach dem Barfurthschen Gesetz ist bei den jungen Forellen nicht festzustellen. Vergleicht man die Regenerationsdauer mit den in der Literatur angegebenen Zeiten für ältere Fische, so fällt die ungemein rasche Regenerationsgeschwindigkeit der jungen Bach- und Regenbogenforellen auf. Sie läßt sich erklären durch das bei ihnen bereits vorhandene, sich intensiv vermehrende Bildungsmaterial, das bei der normalen Entwicklung zum Größenwachstum dient und beim Verlust von Körperteilen zur Regeneration verwandt werden kann, während bei älteren Fischen dieses Zellmaterial erst durch Aktivierung der Gewebe in den noch vorhandenen Resten gebildet werden muß.

2. Entfernung von einigen Flossenstrahlen.

Werden durch einen mehr proximalen Schnitt einige Flossenstrahlen (und damit auch Teile der Basalknorpel) gänzlich entfernt, dann wird keine normale Schwanzflosse regeneriert. Im Laufe der ersten 3 Wochen schieben sich die stehengebliebenen Reste des dorsalen und ventralen Flossensaumes über die Wundfläche nach hinten und wachsen zusammen.

Abb. 1. *T. iridea* (Q_{18}). 164 Tage n. Op. Einige Flossenstrahlen entfernt. — Regenerat unvollständig. Im oberen Flossenteil sind die 6 verzweigten Strahlen ausgefallen, die auf den letzten unverzweigten Randstrahl folgen. Der ventrale Rest ist nach oben gerückt und mit dem dorsalen zu einer einheitlichen Restflosse verwachsen. Infolge der Verlagerung verläuft der untere Flossenrand annähernd parallel zur Körperachse.

Die noch vorhandenen, rasch regenerierenden und wachsenden Flossenstrahlen werden durch die Verlagerung nach der Mitte zu gekrümmt. Durch die Vereinigung der Flossensäume entsteht aus den übrig gebliebenen Resten wieder eine einheitliche Flossenbildung, der nur im mittleren Teil die bei der Operation völlig entfernten Strahlen fehlen. Je nach der Anzahl der verloren gegangenen Strahlen ist das Aussehen der Restflosse verschieden (Abb. 1—8). Waren nur die Stümpfe der äußeren langen Strahlen stehen geblieben, so bildet sich eine lange, spitze Restflosse (Abbildung 3, 4). Wenn der Schnitt etwas schräg geführt wurde, kann es geschehen, daß beim Zusammenwachsen Strahlen von verschiedener definitiver Länge nebeneinander zu liegen kommen. Da die Teile dieser Restflosse ungleichmäßig wachsen, krümmt sie sich nach oben oder unten, wobei die Strahlen mit der größeren Wachstumsgeschwindigkeit sich stets auf der konvexen Seite befinden (Abb. 3). Wenn die Spannungsdifferenz zu groß wird, trennen sich die Strahlen am Ende, und die Flosse streckt sich wieder (Abb. 4). Wurden auch die Anlagen der langen Strahlen entfernt, dann bildet

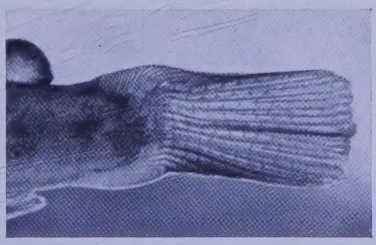

Abb. 2. *T. fario* (L_6). 124 Tage n. Op. Einige Flossenstrahlen entfernt. — 8 Strahlen in der Flossenmitte ausgefallen. Bildung der Restflosse.

sich nur ein kleiner Anhang, der die kurzen Strahlen enthält, die in der normalen Flosse vor den langen Flossenstrahlen liegen (Abb. 5).

Abb. 3. *T. iridea* (J_{16}). 102 Tage n. Op. Schwanzflossenanlage bis auf geringe Reste entfernt. — Der Schnitt wurde etwas schief geführt, so daß in der Restflosse ein verzweigter langer Strahl des dorsalen Teiles und ein kürzerer Randstrahl des ventralen Teiles zusammenwuchsen. Infolge des ungleichen Wachstums der Strahlen biegt sich die Restflosse nach unten.

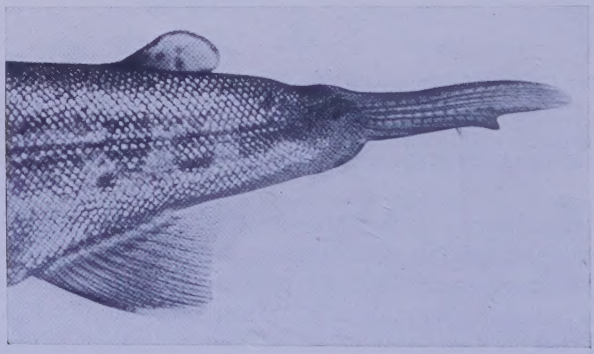

Abb. 4. Das gleiche Tier. 385 Tage n. Op. — Infolge der wachsenden Spannungsdifferenz haben sich die Strahlen an der Flossenspitze getrennt. Die Flosse hat sich wieder gestreckt.

Abb. 5. *T. iridea* (J_{18}). 105 Tage n. Op. Alle ausdifferenzierten Flossenstrahlen und Basalknorpel wurden bei der Operation entfernt. — Die langen Flossenstrahlen fehlen. Die Restflosse besteht nur aus den kurzen Strahlen.

Sind nach der Operation nur noch ganz geringe Reste der Schwanzflossenanlage vorhanden, dann kann die Verschmelzung des Flossensaumes unterbleiben, so daß später am Hinterende des Fisches am oberen und unteren Rande je ein kleiner häutiger Anhang mit den kurzen Strahlen übrig bleibt.

Bei einer ganz bestimmten Schnittlage wird die Vereinigung der Flossenreste durch das Herausquellen des angeschnittenen Chordaendes verhindert. Dies tritt dann ein, wenn der Chordastumpf genau hinter den Rand des dorsalen Flossensaumes zu liegen kommt und so eine Verschiebung unmöglich macht. Es entsteht dann eine gegabelte Flosse, deren Zipfel später durch eine Haut verbunden werden (Abb. 6).

Die Bildung ähnlicher verbindender Häute, in denen niemals Flossenstrahlen auftreten, beobachteten auch MASCHTALER (1938) zwischen den Flossenteilen nach restlicher Entfernung der Schwanzflossenmitte und WUNDER (1938) nach tiefen Einschnitten zwischen der Schwanzflosse und der Rücken- oder Afterflosse beim Karpfen.

Während der ventrale Teil der Gabelflosse unverändert bleibt, scheint die Haut einen Zug auf den dorsalen Ast auszuüben und ihn

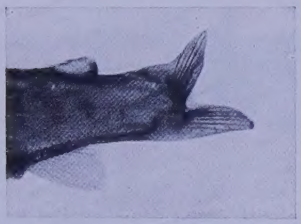

Abb. 6. *T. iridea* (S_{11}). 83 Tage n. Op. Das nach der Wundsetzung heraustretende Chordaende hat die Vereinigung der Flossenreste verhindert, so daß eine gegabelte Flosse entstand.

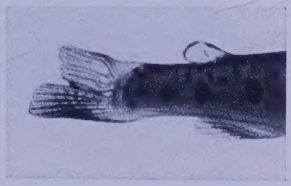

Abb. 7. *T. iridea* (S_{10}). 151 Tage n. Op. Die Teile der Gabelflosse sind nachträglich zusammengewachsen. Die Krümmung der Strahlen im dorsalen Teil läßt erkennen, daß hierbei starke Zugkräfte auftreten.

dadurch an das Hinterende zu verlagern. Daß hierbei starke Kräfte auftreten, kann man an den Veränderungen der Flossenstrahlen erkennen, die stark gekrümmt, verbreitert und unregelmäßig verzweigt sind (Abb. 7).

Das Stadium nach der Vereinigung des dorsalen und ventralen Flossensaumes sieht mitunter so aus, als ob sich ein Regenerationskegel gebildet hätte, aus dem sich nun die Flossenstrahlen als echte Regenerate herausdifferenzieren, zumal da die proximalen Teile des Flossensaumes außerhalb der Schwanzflossenanlage resorbiert werden. Tatsächlich beschränkt sich jedoch die Regenerationsfähigkeit der jungen Forellen auf die Verlagerung der Flossensaumreste und ein Nachwachsen der Strahlen- bzw. Strahlenanlagenstümpfe. Aus den Stümpfen regenerieren immer Strahlen von der typischen Länge, die sie auch in der normalen Entwicklung erhalten hätten. Eine völlige Neubildung von Flossenstrahlen ohne Anschluß an Stümpfe, wie sie von MAGLIO (1926) für Glasaale *(Anguilla vulgaris)* und (1931) für *Cobitis taenia*, sowie von BIRNIE (1934) für Embryonen von *Fundulus* angenommen worden ist, habe ich nicht feststellen können. *Aus einem Auftreten von Flossenstrahlen über der Wundfläche darf nicht ohne weiteres auf eine Neubildung geschlossen*

werden, sofern man nicht das Vorhandensein von Strahlenresten bzw. Strahlenbildungsgewebe und die Möglichkeit der Verlagerung von Flossenresten einwandfrei ausgeschlossen hat.

3. Schrägschnitte durch die Schwanzflosse.

Auch bei den Schrägschnitten durch die Schwanzflosse regenerieren nur die Strahlen, von denen noch Reste erhalten blieben. Sie erreichen ebenfalls ihre normale Länge. Der vom Schnitt getroffene Teil des Rumpfes ist infolge Degeneration der angeschnittenen Gewebe, vor allem der Muskulatur, deutlich eingebuchtet (Abb. 8). *Die Tatsache, daß dieser relativ geringe Gewebedefekt durch Regeneration nicht ausgeglichen*

Abb. 8. *T. iridea* (167_{03}). 481 Tage n. Op. Schrägschnitt durch den dorsalen Teil der Schwanzflossenanlage. — Die restlos entfernten Flossenstrahlen sind nicht regeneriert. Die Einbuchtung am oberen Ende des Rumpfes läßt erkennen, daß die Regeneration der Gewebe den durch die Degeneration entstandenen Verlust nicht ersetzt hat. Das Restorgan hat sich an die Funktion angepaßt und nach oben gebogen, so daß sein Mittelpunkt in der Körperachse liegt.

wird, sondern beim alten Tier unverändert weiterbesteht, liefert einen klaren Beweis für das geringe Regenerationsvermögen der frisch geschlüpften Forellen. Da der verbliebene Flossenrest in seiner ursprünglichen exzentrischen Lage als Steuerorgan wenig funktionstüchtig ist, erfährt er eine bemerkenswerte Lageveränderung: Während sich das Ende des Rumpfes deutlich abwärts krümmt, wird der Flossenrest stark nach oben abgewinkelt, so daß nun das Zentrum dieses Steuers wie beim normalen Tier wieder in der Körperachse liegt (Abb. 8). Es handelt sich hier um eine eindeutige „funktionelle Anpassung" (Roux), die durch physikalische Kräfte ausgelöst wird.

4. Der Regenerationsverlauf nach Entfernung der gesamten Schwanzflosse.

Wurde den jungen Forellen die gesamte Schwanzflosse mit allen Strahlenanlagen abgeschnitten, dann erfolgt keine Regeneration, sondern nur eine Wundheilung, wie es auch von vielen anderen Autoren bei jungen und alten Fischen der verschiedensten Arten beobachtet wurde. Nach der Verheilung der Wunde besteht das Schwanzende nur aus einem mehr oder minder langen Stumpf. Wenn der Schnitt dicht hinter der Fett- und Afterflosse geführt wurde, rücken beide Flossen an das Hinterende,

wie es Kazancev (1935) und Schindler (1938) feststellten und Wunder (1938) es für die Rücken- und Afterflossen erwachsener Karpfen beschreibt (Abb. 9, 10). Dieser Vorgang ist eine Parallele zu der oben geschilderten Verlagerung des dorsalen und ventralen Flossensaumrestes; eine Verwachsung der Fett- und Afterflosse konnte jedoch niemals beobachtet werden. Ob der „Narbenzug" (Wunder), die „funktionelle Anpassung" (Roux) oder ein anderer Faktor die Verlagerung bewirkt, bleibe dahingestellt. Eine durch die Funktion bedingte Anpassung ist zweifellos die häufig zu beobachtende Aufbiegung des gesamten Hinterendes. Dadurch verschiebt sich der Mittelpunkt des Körperendes und der Afterflosse, die zusammen als Steuerorgan dienen und damit die entfernte Schwanzflosse ersetzen, in die Körperachse, was zur Erhaltung des Gleichgewichtes beim Schwimmen notwendig ist (Abb. 9). Dauernde Gleichgewichtsstörungen, wie sie

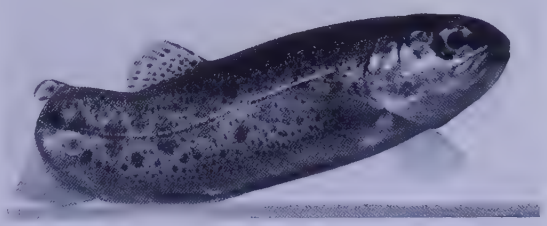

Abb. 9. *T. iridea* (K_{12}). 369 Tage n. Op. Querschnitt in der Gegend der Afterflosse. — Fett- und Afterflosse sind nach hinten verlagert. Durch die Aufbiegung des Körperendes wurde der Mittelpunkt des gesamten Hinterendes in die Körperachse verlegt. Funktionelle Anpassung als Steuerorgan!

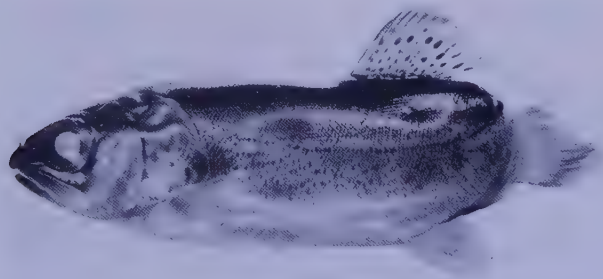

Abb. 10. *T. iridea* (K_{16}). 678 Tage n. Op. Querschnitt in der Gegend der Afterflosse. — Die entfernte Fettflosse ist nicht regeneriert. Die Afterflosse ist ganz an das Hinterende verlagert.

Broussonet (1786) und King-Li-Pin und Tchang-Yung-Tai (1930) nach Entfernung des Schwanzes bei Goldfischen beschreiben, habe ich niemals beobachtet. Die Forellen behalten vielmehr ihre normale Lage, nur ihre Schwimmbewegungen sind viel unbeholfener als die normaler Tiere.

Die bei der Operation restlos entfernten Strahlen der Afterflosse werden ebenso wie abgeschnittene Teile der Fettflosse nicht ersetzt (Abb. 10).

5. Querschnitt vor dem After.

145 junge Forellen wurden präanal durchschnitten, um festzustellen, ob After- und Urethralöffnung regenerieren können. Trotz der Schwere des Eingriffs hatte der größte Teil der Fische die Operation gut überstanden, doch waren die Tiere gegenüber Infektionen sehr wenig widerstandsfähig, so daß die Mehrzahl im Laufe der ersten Wochen infolge Verpilzung oder Dotterblasenwassersucht einging. Besonders kritisch war stets der Beginn der Nahrungsaufnahme; diesen Zeitpunkt überlebten nur 2 Tiere, und ein einziges erreichte ein Alter von 66 Tagen. Bei den meisten Forellen konnte die Regeneration des Afters festgestellt werden. Wie bereits Nusbaum und Sidoriak (1900) und Kazancev (1935) erwähnen, liegt die neue Öffnung nicht wie bei normalen Tieren auf der Ventralseite, sondern terminal, dicht unter der Mitte des Hinterendes auf einer kleinen Ausbuchtung. Die Abgabe von Kot konnte öfters beobachtet werden. Einige der Fische erhielten allerdings beim Beginn der Nahrungsaufnahme ein stark aufgetriebenes, entzündetes Hinterende und starben sehr rasch. Man wird annehmen müssen, daß bei diesen Tieren eine Neubildung des Afters nicht erfolgte; die histologische Untersuchung dieser Exemplare war wegen des starken Zerfalls der Gewebe ergebnislos. Die Neubildung und Verlagerung des Afters kann auch bei alten Fischen eintreten, was Wunder (1936) für Karpfen beschreibt, deren Darm durch Fischreiher angestochen wurde. Die Regenerationsfähigkeit des Afters ist daher nicht nur auf Jungfische beschränkt.

Die abgeschnittenen Körperteile und Flossen regenerieren nicht; nur die Rückenflosse wird etwas nach hinten verlagert.

6. Besprechung der Ergebnisse.

Vergleicht man die Befunde meiner Untersuchungen mit den Angaben von Nusbaum und Sidoriak, so ergeben sich einige unüberbrückbare Gegensätze. Während nach Nusbaum (1903, 1907) der ganze postanale Schwanz mit allen Myomeren, Basalknorpeln und Flossenstrahlen regenerieren soll und bei Schnitten vor dem After noch eine, allerdings heteromorphe Schwanzflosse angeblich auftritt, zeigen die oben beschriebenen Versuche am gleichen Objekt und bei derselben Operationsmethode, daß eben geschlüpfte Bach- und Regenbogenforellen Flossenteile nicht mehr ersetzen können, wenn sie restlos entfernt wurden, d. h. keine basalen Strahlenstümpfe erhalten blieben. Die im folgenden zu schildernde Regeneration der Gewebe ist ebenfalls nur geringfügig. Die Ursachen der Nusbaumschen Fehlschlüsse ergeben sich zum Teil aus seinen Arbeiten. Da die jungen Forellen nur kurze Zeit gehalten wurden (bei den ersten Versuchen gingen alle Tiere nach 10 Wochen an Verpilzung ein; in den späteren Arbeiten sind die ältesten abgebildeten Tiere nur 32 Tage alt), konnte Nusbaum ebenso wir Bert (1864) die weitere Entwicklung nicht verfolgen. In keiner Arbeit gibt er eine Abbildung oder

wenigstens eine genauere Beschreibungen eines Tieres, das den ganzen postanalen Schwanz normal regeneriert hat. Vielmehr hält Nusbaum kleine Hautausstülpungen, die bei der Wundheilung auftreten und später wieder verschwinden, jedoch mitunter auch bei alten Tieren erhalten bleiben, für junge Schwanzflossenregenerate, obwohl in ihnen niemals Flossenstrahlen entstehen und von Nusbaum auch nicht abgebildet werden (Nusbaum 1907; Tafel I, Fig. 3). Weil diese Ausbuchtungen meist dicht hinter der Afterflosse liegen, kam er zu der Ansicht, daß bei stark proximaler Schnittführung zuerst eine allgemeine „anal-caudale Flossenanlage" entsteht, von der sich später die Schwanzflosse abtrennen soll. Ferner sieht er die an das Hinterende verlagerte Afterflosse als echtes Regenerat an (a. a. O., Tafel I, Abb. 4—7). Die angeblich in der Höhe des Afters oder davor durchschnittenen Fischchen haben in Wirklichkeit nur den distal der Analflosse gelegenen Körperteil verloren, was sich aus der Anordnung der Muskelsegmente, des Chordaendes, der Hämalbögen usw. ergibt. In diesen Fällen liegt daher auch keine Regeneration des Afters vor. Eine Neubildung von 15 Muskelsegmenten kann niemals beobachtet worden sein; wie Nusbaum zu dieser Behauptung kommt, ist unerklärlich; allenfalls könnte man annehmen, daß unter den Tieren, deren ganzer postanaler Schwanz abgeschnitten wurde, sich auch solche befanden, denen nur geringe Teile der Schwanzflossenanlage entfernt worden sind. Abbildungen von solchen Tieren fehlen in allen Arbeiten.

Wie verhält es sich nun aber mit den übrigen Beispielen für eine vollkommene Regeneration des Schwanzes bei den Fischen? In der Literatur werden häufig die Hechte von Tiedemann und Hofer angeführt. Tiedemann (1819) hat seinen monströsen Hecht eingehend untersucht und schreibt: „Der ungemein kurze Schwanz mit seiner Flosse ist gleichsam in den Körper hineingedrückt oder aus demselben nicht herausgewachsen und die Rücken- und Afterflosse ist daher dem Schwanz ganz nahe an den unteren abgestutzten Theil gelagert." ... „ich sah nirgends die Spur einer Narbe, und außerdem fand ich die Wirbelbeine unverletzt, nur sehr kurz und dick und weniger zahlreich als im normalen Zustand." Die Schilderung und die Abbildung lassen darauf schließen, daß es sich bei dem Tiedemannschen Hecht um eine einfache Wachstumsstörung handelt, wie sie auch bei Karpfen nach Verletzungen der Wirbelsäule oder Krankheiten eintreten kann. Hofer (1900, 1901) dagegen beschreibt zwei Hechte, deren Hinterenden abgebissen sind. Bei dem einen, dessen Wunde noch nicht verheilt war, sind die Rücken- und Afterflosse etwas nach hinten gerückt, während sie bei dem zweiten zu einer einheitlichen Flosse verwachsen sind. *Daß es sich nicht um ein Regenerat der Schwanzflosse handelt, wie es in der späteren Literatur oft behauptet wird, stellt* Hofer *ausdrücklich fest*, indem er auf den anatomischen Bau der Flosse, ihre Färbung und die Anzahl der Flossenstrahlen hinweist. Diese Pseudoschwanzflosse enthält nämlich 27 Strahlen; das sind gerade ebensoviel als

die Summe der Strahlen von After- und Rückenflosse beträgt, außerdem stehen die Flossenstrahlenträger nicht mit der Wirbelsäule in Verbindung. Hofer schreibt daher: „Wahrscheinlich war dem jungen Hecht einmal das ganze Schwanzende durch den Biß eines anderen Fisches abgebissen worden, die Verletzung heilte aus, und um dem Tier seine Bewegungsfähigkeit zu erhalten, wuchsen die Rücken- und Afterflosse in der Art zusammen, daß sie die verloren gegangene Schwanzflosse zu ersetzen vermochten." Es handelt sich somit nicht um eine echte regenerative Bildung, sondern nur um einen funktionellen Ersatz durch Verlagerung von stehengebliebenen Flossenteilen an das Hinterende, also um die gleiche Erscheinung, wie sie oben für Teile der Schwanzflosse und die Fett- und Afterflosse geschildert wurde.

Trotz der eindeutigen Feststellungen Hofers und Tiedemanns nahm Przibram (1909) eine Regeneration in allen Fällen an, indem er schreibt: „Tiedemann (1819) gab die Abbildung eines Hechtes, der offenbar durch Abriß des Schwanzteiles unmittelbar hinter der Rückenflosse, was beim Hechte den After nicht einbegreift, *eine Schwanzflosse regeneriert hat*; Hofer (1894, 1901) fand hingegen ein Exemplar der gleichen Tierart, das *noch weiter nach vorne* das Hinterteil verloren und bloß eine Rücken-Afterflosse an Stelle der Schwanzflosse erzeugt hatte." Korschelt (1927) übernahm diese irrtümlichen Ansichten in sein Werk „Regeneration und Transplantation", und seitdem werden die drei Hechte neben den Nusbaumschen Forellen als Beweise für die überragende Regenerationsfähigkeit der Fische auf frühen Entwicklungsstadien angesehen. *Auf Grund der Beschreibungen* Hofers *und* Tiedemanns *sowie der oben geschilderten Versuche an eben geschlüpften Forellen muß diese Meinung berichtigt werden.*

Außer der von Dunker (1906, 1907) beschriebenen Regeneration der Schwanzflosse bei Syngnathiden, die Rauther (1925) bestätigt, findet sich in der Literatur kein sicherer Beweis für eine Regeneration der ganzen Schwanzflosse oder auch nur für die Neubildung von vollständig entfernten Flossenstrahlen. Die angeblich neu entstandenen Strahlen dürften in den meisten Fällen durch eine Verschiebung der noch vorhandenen dorsalen und ventralen Flossenteile an das Hinterende gelangt sein, wie es z. B. bei den Aalen von Maglio (1926) und den Fundusembryonen von Birnie (1934) möglich ist.

Allgemein läßt sich feststellen, daß zu einer völligen Wiederherstellung der Schwanzflosse noch Reste aller Flossenstrahlen vorhanden sein müssen. Es brauchen aber nicht Stümpfe von Knochensubstanz stehen zu bleiben, da Nabrit (1931) und Schäfer (1936) die Regeneration von Strahlen beobachteten, die mittels einer Pinzette herausgezogen waren. Offenbar ist nicht die tote, von Zellen freie Strahlensubstanz zur Regeneration erforderlich, sondern das Periost der Flossenstrahlen, das als ihre Matrix anzusehen ist. Jeder Rest des Periost erzeugt wieder einen Strahl

von der ursprünglichen, d. h. für ihn typischen Länge, die auch bei Verlagerung der Flossenreste konstant bleibt. Funktionelle Einflüsse können die Strahlenlänge nicht ändern, was bei den langen, spitzen Restflossen (Abb. 3, 4) besonders deutlich ist. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Nabrit (1929), der Flossenstücke aus verschiedenen Teilen der Schwanzflosse austauschte und Mißbildungen erhielt, die deutlich die Konstanz der Strahlenlänge zeigten.

Vergleicht man die Regenerationsfähigkeit der eben geschlüpften Forellen mit der älterer Fische, so sind wesentliche Unterschiede nicht festzustellen. Gänzlich entfernte Strahlen werden in keinem Falle ersetzt, selbst wenn sie zur Zeit der Operation noch nicht ausdifferenziert waren. Theoretisch kann man es so deuten, daß in der Schwanzflossenanlage jeweils ein begrenzter Bezirk des embryonalen Gewebes zur Bildung eines Flossenstrahls von bestimmter Länge determiniert ist. Der Zahl der Flossenstrahlen entsprechend muß man eine bestimmte Zahl von Strahlenbildungszentren annehmen, die durch anderes undifferenziertes Zellmaterial nicht ersetzt werden können.

Eine Parallele findet diese Auffassung in den Ergebnissen, die Münch (1938) bei Versuchen mit Amphibienkeimen auf dem Schwanzknospenstadium erhielt. Nach seinen Untersuchungen muß man dem Material der Schwanzwurzelgegend organisierende Einflüsse zuschreiben; seine Entfernung führt zu Ausfallserscheinungen. Andererseits wird ein Verlust der distal gelegenen Teile ausgeglichen, indem die Schwanzwurzelgegend auf das zur Verfügung stehende undifferenzierte Zellmaterial organisierend wirkt. Auf späteren Stadien geht die Regeneration durch einfache Proliferation der beteiligten Gewebe und Organe (Muskulatur, Chorda, Neuralrohr usw.) vonstatten.

Ein Ersatz verloren gegangener Körperteile kann demnach nur erfolgen, wenn der „Organisator" oder, wie bei älteren Tieren, ein proliferationsfähiger Rest von allen Geweben und Organen erhalten bleibt, wie es beim Stehenlassen von Stümpfen der Flossenstrahlen der Fall ist.

Da Fische der verschiedensten Familien sich bezüglich der Regeneration der Schwanzflosse gleich verhalten, muß man für alle Teleostier, vielleicht mit Ausnahme der Syngnathiden, ein gleiches Regenerationsvermögen annehmen. Die Artzugehörigkeit spielt keine Rolle. Die vereinzelt in der Literatur auftauchenden gegenteiligen Ansichten beruhen meines Erachtens auf ungenauen Beobachtungen. Als völlig verfehlt ist der Versuch von Maschtaler (1938) zu bezeichnen, der auf Grund eines scheinbar verschiedenen Regenerationsvermögens, das in Wirklichkeit nur durch die verschiedene Schnittführung bedingt ist, phylogenetische Schlüsse ziehen will, indem er annimmt, daß man die „typischen Regenerationsformen" bei den ältesten Gruppen antrifft, „während umgekehrt bei den Vertretern der jüngsten, höchstentwickelten Gruppen überwiegend atypische Regeneration verbreitet ist." Für den Regenerationserfolg ist vielmehr allein die Schnittführung maßgeblich, wie es viele Untersuchungen, vor allem die Experimente von Morgan (1900,

1902), Beigel (1912), Suworoff (1904) und Wunder (1938) sowie die oben beschriebenen Versuche zeigen.

7. Zusammenfassung.

1. Forellen, die sofort nach dem Schlüpfen operiert wurden, haben kein besseres Regenerationsvermögen als alte Fische. Die Angaben von Bert (1863), Nusbaum (1903, 1907) und Nusbaum und Sidoriak (1900) beruhen auf Irrtümern.

2. Nach den Beschreibungen von Tiedemann (1819) und Hofer (1900, 1901) weisen die von ihnen untersuchten Hechte keine Regeneration der Schwanzflosse auf.

3. Flossenstrahlen, von denen bei der Operation Reste erhalten blieben, regenerieren in kurzer Zeit. Restlos entfernte Strahlen bzw. Strahlenanlagen regenerieren nicht, noch viel weniger der ganze postanale Schwanz.

4. Die dorsalen und ventralen Reste der Schwanzflosse schieben sich über die Wundfläche nach hinten und vereinigen sich zu einer Restflosse.

5. Die Verwachsung der Flossenreste kann bei einer bestimmten Schnittführung durch das heraustretende Chordaende verhindert werden, so daß eine Gabelflosse entsteht, deren Äste später durch eine Haut verbunden werden und an das Hinterende rücken.

6. Wenn die ganze Schwanzflossenanlage entfernt wird, kommt es nur zu einer einfachen Verheilung der Wunde.

7. Die Fett-, After- und Rückenflossen werden an das Hinterende verlagert, wenn sie dicht vor dem Wundrand stehen.

8. Das Körperende, das mit den vorhandenen Flossenresten als Steuerorgan dient, paßt sich dieser Funktion an, indem es sich so krümmt, daß sein Mittelpunkt in die Körperachse verlegt wird.

9. Der Regenerationserfolg ist allein von der Schnittführung abhängig.

10. Die verschiedenen Fischarten zeigen keine wesentlichen Unterschiede in der Regenerationsfähigkeit.

IV. Histologische Ergebnisse.

Die histologische Untersuchung bestätigt die geringe Regenerationsfähigkeit der jungen Forellen. Die Neubildung von Geweben und Organen beschränkt sich im wesentlichen auf das zur Verheilung der Wunde notwendige Maß, so daß man von einer Regeneration im eigentlichen Sinne, d. h. einer Neubildung der verlorenen Körperteile, nicht sprechen kann. In keinem Falle wird der Verlust des abgeschnittenen Schwanzstückes auch nur annähernd wiederhergestellt, wenn ein Teil der Schwanzflossenanlage völlig entfernt worden ist.

Trotzdem der Regenerationserfolg bei allen Tieren gleich ist, weist der Regenerationsverlauf im einzelnen erhebliche Verschiedenheiten auf, was neben den bereits erwähnten individuellen Unterschieden auch durch die Schnittführung, die Temperatur des Wassers und die Fütterung der

Fische bedingt ist. Die Höhe der Differenzierung nimmt bei den eben geschlüpften Forellen von vorn nach hinten ab (Differenzierungsgefälle), d. h. während in den vorderen Körperteilen die Gewebe schon größtenteils ausdifferenziert sind, befinden sich dicht vor der Schwanzflosse

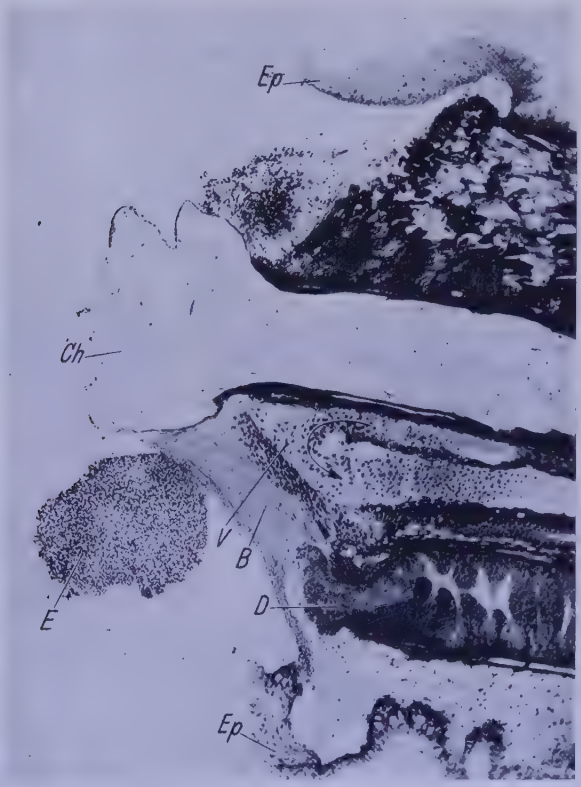

Abb. 11. *T. iridea* (G_1). 2 Stunden n. Op. Der Blutschorf (*B*) hat die Aorta und Vene verschlossen. Da er in einiger Entfernung von den Gefäßen entstand, ist eine direkte Verbindung (*V*) zwischen Aorta und Vene hergestellt. Aus den zerfallenen Erythrocyten hat sich eine Ansammlung von Kernfragmenten (*E*) gebildet. Die Chorda (*Ch*) schiebt sich aus der Faserscheide heraus. Das Ende des angeschnittenen Darmes (*D*) ist kollabiert. Die Epidermis (*Ep*) beginnt über die Wundfläche zu wandern; die Zellen in der Nähe des ventralen Wundrandes sind auseinandergerückt.

noch sehr viele undifferenzierte Zellen. Da dieses Material viel plastischer ist, kann es sich den durch die Operation geschaffenen neuen Bedingungen leicht anpassen und unterliegt infolgedessen nicht so sehr der Degeneration. Allgemein läßt sich daher sagen, daß die Regeneration um so rascher beendet ist, je weiter caudal der Querschnitt geführt wurde.

Die folgenden Angaben beziehen sich meist auf Schnitte in der Gegend der Afterflosse.

1. Der Wundverschluß.

Nach der Abtrennung des Schwanzes tritt eine sehr starke Blutung auf, da die Aorta descendens und die darunter liegende Kardinalvene durchschnitten werden. Am Hinterende entsteht dadurch eine große Ansammlung von zusammengeballten Erythrocyten, die rasch zerfallen (Abb. 11). Während sich der Zelleib bald auflöst, bilden die Kerne kleine Chromatinklumpen, die sich mit Hämatoxylin intensiv färben und noch nach etwa 8 Tagen nachweisen lassen. Nach 30—40 Min. werden die Gefäße durch den Blutschorf verschlossen. Da dieser sich immer in einiger Entfernung von den Gefäßenden bildet, kann das Blut direkt aus der Aorta in die Vene fließen. Diese Verbindung besteht jedoch nur kurze Zeit, denn nach etwa 18 Stunden schließt sich das Ende der Aorta durch Verlagerung der Endothelzellen.

Nur ein kleiner Teil der Wundfläche wird von dem Blutschorf provisorisch bedeckt, so daß die angeschnittenen Gewebe durch die Wirkung des eindringenden Wassers einer mehr oder minder starken Degeneration unterliegen. Der endgültige Wundverschluß erfolgt erst durch die Überdeckung mit Epidermis.

2. Die Regeneration der Epidermis.

Entgegen der Ansicht von Nusbaum und Sidoriak (1900), Hellmich (1930) und Sauter (1935), die den Wundverschluß durch die Epidermis als einen überwiegend passiven, mechanischen Vorgang ansehen, der durch das Kollabieren der Wundränder hervorgerufen wird, nehmen unter anderem Barfurth (1891 c), Loeb (1898), Oppel (1913), Harabath (1928) und Banz (1935) an, daß die Verlagerung des Hautepithels durch aktive Bewegungen der Epidermiszellen erfolgt. In Übereinstimmung mit Krieg (1924) kann man bei den jungen Forellen feststellen, daß sowohl eine passive Verschiebung als auch aktive Wanderung der Epidermiszellen den Wundverschluß herbeiführt.

Bereits wenige Minuten nach der Abtrennung des Schwanzes der eben geschlüpften Forellen beginnt sich die Epidermis über die Enden der Basalmembran, die infolge des Zerfalls der darunter liegenden Gewebe, vor allem der Muskulatur, etwas kollabiert sind, zu schieben. Die Verlagerung erfolgt anscheinend zunächst passiv durch den Seitendruck der benachbarten Zellen, daher schiebt sich die Epidermis als geschlossene Schicht in gerader Richtung über das Körperende hinaus. Nach etwa 30 Min. lockert sich der Zellverband. Die Zellen rücken auseinander und nehmen eine längliche, amöboide Gestalt an. Sie bleiben nur durch dünne, pseudopodienähnliche Plasmafortsätze miteinander in Verbindung. Ihre großen Zellkerne enthalten 1—2 deutliche Nukleolen. Nur die Zellen am äußersten Ende der Epidermis liegen auch weiterhin eng zusammen; ihre Kerne färben sich nur sehr schwach, so daß Nukleolen und Chromatingerüst kaum erkennbar sind. Anscheinend sind diese Zellen durch die Verletzung so stark geschädigt, daß sie von der Aktivierung nicht erfaßt werden.

Die aktivierten Epidermiszellen wandern von allen Seiten her über die Wundfläche und schließen sie ab. Bei Beginn der Wanderung bilden sich an den Wundrändern häufig umfangreiche Falten, die aber nach kurzer Zeit wieder verschwinden. Nur die Epidermiszellen, die noch keine Differenzierungen aufweisen, können aktiv wandern, während die Schleimdrüsenzellen nur passiv mitgerissen werden. An Stellen, an denen sich der Zellenstrom staut, z. B. an der Basis des heraustretenden

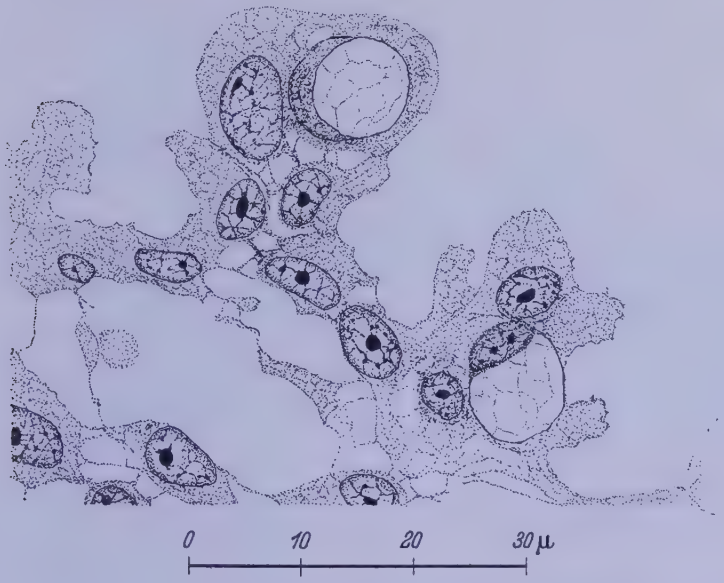

Abb. 12. *T. iridea* (G_2). 23 Stunden n. Op. Die Wundepidermis ist stark aufgelockert. Abstoßen der Schleimdrüsenzellen.

Chordastumpfes, entstehen häufig größere Ansammlungen von Schleimzellen, was darauf schließen läßt, daß ihnen eine aktive Beweglichkeit nicht zukommt. Gelegentlich findet man auch Bilder, die auf ein Abstoßen dieser Drüsenzellen hindeuten (Abb. 12). An der Stelle, an der die Epidermis des Körpers in das Wundepithel übergeht, kann man einige Stunden nach der Operation zahlreiche, nach außen gerichtete fingerförmige Fortsätze beobachten, deren Bedeutung nicht geklärt ist. Große Hindernisse für das vordringende Epithel stellen der Blutschorf und das Chordaende dar (Abb. 13), die im allgemeinen nach 18—24 Stunden bedeckt sind, doch kann letzteres noch nach mehreren Tagen frei von Epidermis sein.

Bei der Wanderung sind in der Epidermis über der Schnittfläche Mitosen nur äußerst selten zu sehen. Zellkerne, die auf amitotische Teilungen deuten, wie sie Banz (1935) beschreibt, habe ich nicht feststellen können. Das gesamte Material des Wundepithels muß daher

ausschließlich von der Epidermis des Körpers geliefert werden, und zwar geschieht dies vor allem von ihren basalen Schichten. Während die oberste

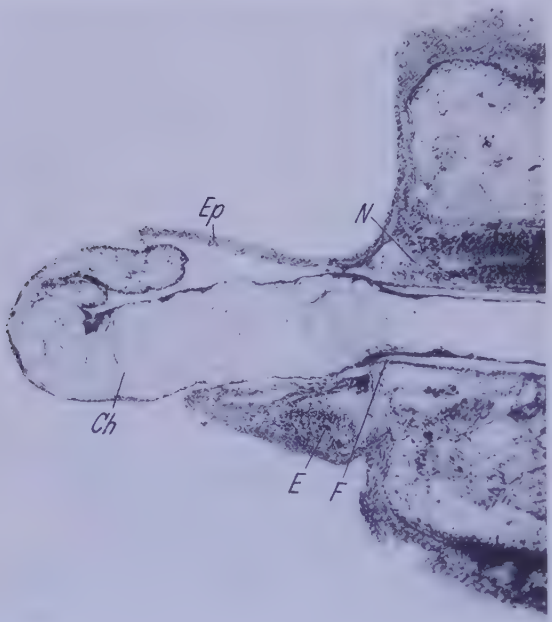

Abb. 13. *T. fario* (101_{03}). $22^1/_2$ Stunden n. Op. Die Epidermis (*Ep*) wandert über das weit herausragende Chordaende (*Ch*). Die Oberfläche der Faserscheide (*F*) ist faltig. Das Ende des Neuralrohres (*N*) degeneriert. E degenerierte Erythrocytenkerne.

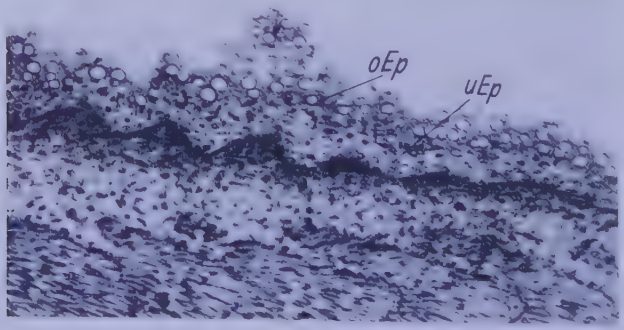

Abb. 14. *T. fario* (101_{03}). $22^1/_2$ Stunde n. Op. Die obere Epidermisschicht (*o Ep*), die zahlreiche Drüsenzellen enthält, ist kompakt, während die untere (*u Ep.*) bis weit vor den Wundrand aufgelockert ist.

Schicht, die viele Drüsenzellen enthält, kompakt bleibt, lockern sich die darunter liegenden Zellen in der oben beschriebenen Weise auf (Abb. 14). In dieser Zone kann man deutlich sehen, wie sich die Zellkerne, die

gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche stehen, allmählich um 90° neigen und die Zellen nun auf der Basalmembran entlang zur Wundfläche wandern. In den aktivierten basalen Schichten der Körperepidermis findet man nicht selten mitosen- und amitosenähnliche Bilder. Da nur die undifferenzierten basalen Zellen aktiviert werden, erklärt sich auch hieraus die von allen Autoren festgestellte auffallende Armut des Wundepithels an Drüsenzellen. Die Aktivierung der Epidermis reicht bis weit in vordere Körperteile und dauert nach der völligen Bedeckung der Wunde noch einige Zeit an, so daß die Wundepidermis durch die ständig herbeiströmenden Zellen eine beträchtliche Dicke erreicht, die durch die netzartige Struktur noch vergrößert wird. An manchen Stellen liegen oft 10 und mehr Zellen übereinander; über dem Ende des Chordastumpfes dagegen ist das Epithel immer nur ein- bis zweischichtig.

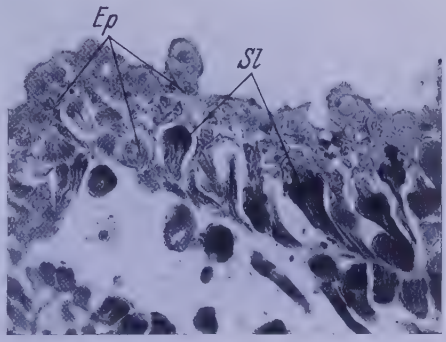

Abb. 15. *T. fario* (106_{02}). 67 Stunden n. Op. Sarkolyten (*Sl*) werden von der Wundepidermis (*Ep*) aufgenommen.

Bereits am 2. Tage n. Op. ordnen sich die obersten Epidermiszellen zu einer geschlossenen Schicht, in der auch wieder in zunehmendem Maße Schleimdrüsenzellen erscheinen. Am 3. Tage n. Op. fangen auch die basalen Zellen an, sich vom Wundrande her zusammenzuschließen und eine Lage von schmalen, langgestreckten Zellen zu bilden. Die Zellen in der Mitte bleiben aufgelockert, so daß die Wundepidermis in drei deutliche Schichten gegliedert ist, wie es bereits Sauter (1935) beobachtet hat. Etwa vom 5. Tage n. Op. an kann man Mitosen feststellen, doch ist ihre Zahl vorläufig noch sehr gering. Erst nach 8—10 Tagen werden sie häufiger, wobei ihre Zahl von den Wundrändern nach der Mitte zu abnimmt. Etwa am 15. Tage n. Op. besteht die basale Epidermisschicht aus den normalen kubischen Zellen; nach einer weiteren Woche ist eine dünne Basalmembran im direkten Anschluß an die alte gebildet worden. Die Zellen der Mitte rücken zusammen, und am 30.—40. Tage n. Op. zeigt die Epidermis ein normales Aussehen.

Bei der Wanderung über die Wundfläche geraten große Mengen degenerierten Zellmaterials aller Art in die aufgelockerte Epidermis, vor allem die degenerierten Erythrocytenkerne und die aus der kontraktilen Substanz der Muskelfasern entstandenen Sarkolyten. Es scheint sich dabei um einen rein mechanischen Vorgang zu handeln, da sich wahrscheinlich die wandernden Epidermiszellen an ihrer Unterlage festheften und dadurch alle lockeren Gewebebestandteile mitreißen (Abb. 15). Die

Fragmente der Erythrocyten und kleine Sarkolyten können auf diese Weise bis an das Ende des Chordastumpfes transportiert werden. Das

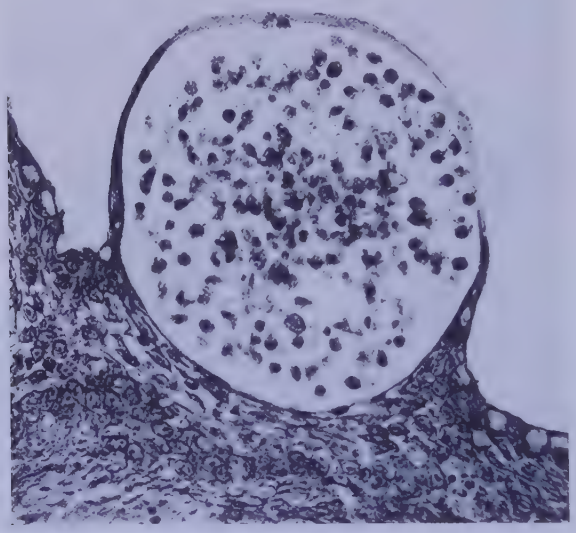

Abb. 16. *T. fario* (116_{02}). 8 Tage n. Op. Eine große Vakuole auf der Oberfläche der Epidermis.

degenerierte Material liegt entweder zwischen den einzelnen Epidermiszellen, oder es wird zu mehr oder minder großen Vakuolen vereinigt, die an die Oberfläche wandern und abgestoßen werden (Abb. 16). Oft wird der gesamte große Erythrocytenballen vom Epithel umgeben, indem sich die Zellen keilförmig zwischen ihn und den Körper schieben und ihn dadurch abschnüren. In ähnlicher Weise können auch mehrere degenerierte Muskelsegmente als Ganzes abgestoßen werden. Wie schon Nusbaum und Sidoriak (1900) und Ide-Rozas (1937) beobachteten, haben die Epidermiszellen die Fähigkeit, kleine Sarkolyten und einzelne Erythrocytenkerne zu phagozytieren. Diese phagozytierenden Epidermiszellen, die vom 3.—8. Tage n. Op. häufig zu sehen sind, haben meist eine mehr rundliche Form; die in ihnen liegenden phagozytierten Bestandteile sind innerhalb des Cytoplasmas noch von kleinen

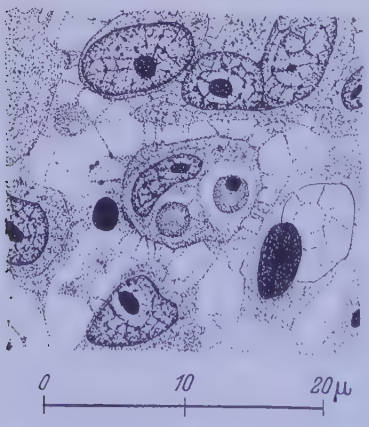

Abb. 17. *T. fario* (112_{02}). 6 Tage n. Op. Phagozytierende Epidermiszelle.

Vakuolen umgeben (Abb. 17). Durch die Vakuolenbildung und Phagozytose wird ein erheblicher Teil der degenerierten Gewebe beseitigt und die Reinigung der Wunde beschleunigt.

Die Aufnahme von lebenden mesenchymalen Zellen bzw. die Einwanderung von Phagozyten aus dem Bindegewebe habe ich ebensowenig beobachten können wie die Verlagerung von Epidermiszellen in das Körperinnere, was von Nusbaum und Sidoriak (1900) beschrieben wird.

3. Die Vorgänge im lockeren Bindegewebe.

Über das Verhalten des lockeren Bindegewebes bei der Regeneration bei Fischen liegt bisher nur eine Arbeit von Sauter (1935) vor. In Übereinstimmung mit den Angaben von Maximow (1906, 1927), v. Möllendoff (1928), Fischer (1930) u. a. stellt Sauter eine starke Wandlungsfähigkeit des Fibrocytennetzes fest. Nach seinen Beobachtungen entstehen aus den Fibrocyten infolge der Reizung durch die Wundsetzung amöboide Zellen von verschiedener Gestalt, die als „ruhende Wanderzellen" (Maximow), „Makrophagen" und „Regenerationszellen" beschrieben werden. Aus den „ruhenden Wanderzellen" können Lymphocyten entstehen, die sich wieder in Fibrocyten zurückverwandeln sollen. Die „Regenerationszellen", die auch aus den Zellen der Myokommata, des Perimysium, des Periost und des Perineurium entstehen sollen, sind nach Sauter „als undifferenzierte, undeterminierte Elemente anzusehen, denen die Fähigkeit innewohnt, sich nach verschiedenen Richtungen weiter zu entwickeln. Sie beginnen sich bald dicht zusammenzuhäufen und die Anlagen des neuen Coriums, der Schuppen, der Muskulatur und der Rippen zu bilden" (a. a. O. S. 17). Nach Sauters Ansicht würden sie also totipotente Zellen sein und den embryonalen Mesenchymzellen der Wirbellosen (Neoblasten, interstitielle Zellen usw.) entsprechen. Die gleichen Anschauungen vertritt auch Nardi (1936, 1937). *Ob diese Zellen wirklich als totipotentes Regenerationsmaterial anzusehen sind, wird noch später zu behandeln sein.*

Durch Reizungen verschiedenster Art, z. B. Injektion von Trypanblau, Bienenstiche, Verletzungen usw., kann eine Umwandlung der Zellen des Fibrocytennetzes hervorgerufen werden. „Den Anstoß zur Aufgabe des fibrozytären Zustandes muß in jedem Falle eine Änderung des Milieus geben" (v. Möllendorff 1928). Bei den jungen Forellen wird diese Milieuänderung durch den Operationsschnitt und das dadurch in den Körper eindringende Wasser hervorgerufen. Etwa 2 Stunden n. Op. bemerkt man eine von der Wundfläche nach dem Körperinneren fortschreitende Gestaltsveränderung der Fibrocyten: Unter Einziehung der langen Plasmafortsätze sammelt sich das Plasma in der Umgebung der Kerne, und die Zellen nehmen eine längliche Form an. Der Zellverband löst sich auf, und die einzelnen Zellen scheinen sich nun aktiv zu bewegen. Ihre Gestalt ist außerordentlich mannigfaltig. Im allgemeinen lassen sich außer den Fibrocyten (Abb. 18a) 3 Formen unterscheiden, die durch Übergänge miteinander verbunden sind und den „Histiocyten" (v. Möllendorff), „Wanderzellen" (Maximow) und „Makrophagen" entsprechen. Die Histiocyten (= „Regenerationszellen" bei Sauter) haben eine meist längliche Gestalt; ihr Plasma ist basophil und enthält einen großen, ovalen oder bohnenförmigen Kern mit einem

deutlichen Chromatingerüst und 1—2 großen Nukleolen (Abb. 18b, c). Die Wanderzellen sind rundlich; ihre Kerne sind kleiner und meist rundlich bis nierenförmig (Abb. 18d). Die Makrophagen sind im Aussehen ähnlich; sie zeichnen sich durch die Fähigkeit aus, kleine Partikel zu

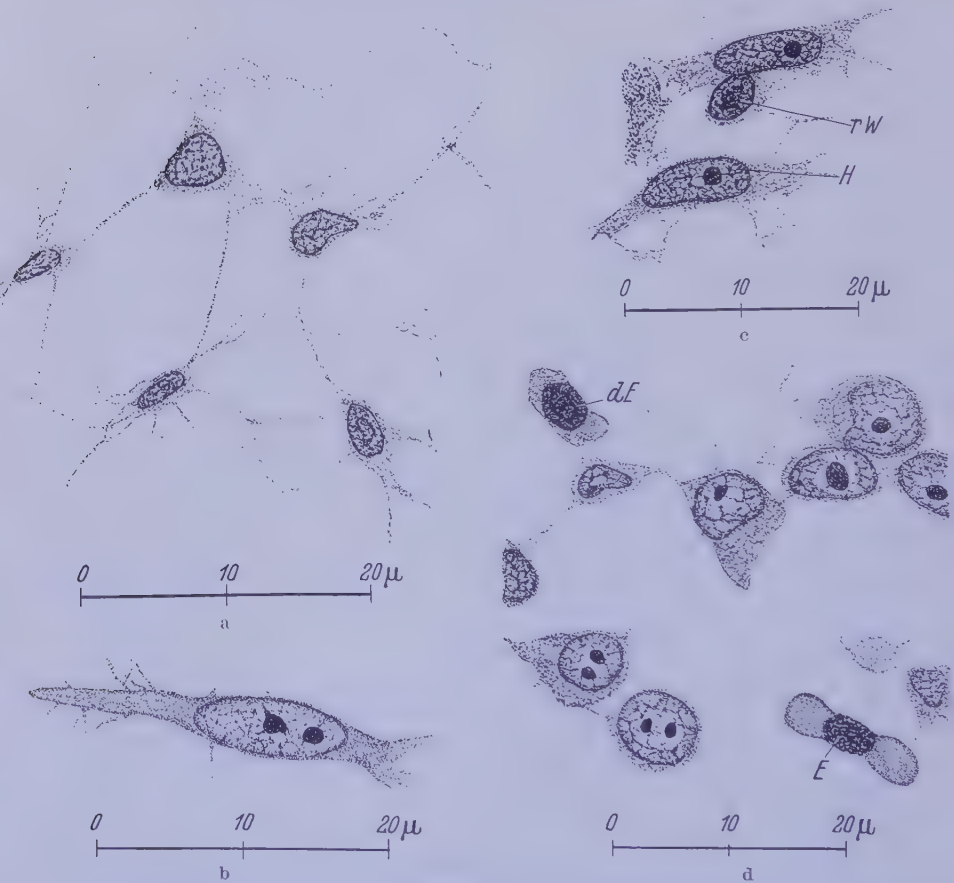

Abb. 18a—d. Zellformen des lockeren Bindegewebes; a nicht aktivierte Fibrocyten, b histiocytäre Zelle, c eine „ruhende Wanderzelle" (*rW*) und zwei Histiocyten (*H*), die aus aktivierten Fibrocyten entstanden sind, d Wanderzellen, dazwischen ein Erythrocyt (*E*) und degenerierter Erythrocyt (*dE*).

phagozytieren. Die beiden letzten Formen sind zahlenmäßig nur gering vertreten, doch können sie bei lokalen Entzündungen gelegentlich größere Ansammlungen bilden.

Diese aus dem Fibrocytennetz entstandenen aktivierten mesodermalen Zellen liegen unter dem Wundepithel zwischen den Erythrocyten, Leukocyten, wenigen Lymphocyten und den Resten der degenerierten Gewebe. Sie verwandeln sich später wieder in die Fibrocyten. Eine Beteiligung

dieser Zellen am Aufbau anderer Gewebe habe ich nicht feststellen können.

Außer den genannten Formen findet man im Bereich der Wunde regelmäßig noch große, kugelförmige Zellen von 7—15 μ Durchmesser, deren meist stark basophiles Plasma eine grob granulierte und gelegentlich vakuolisierte Struktur aufweist (Abb. 19). Reste von Kernen sind in ihnen nur in den seltensten Fällen erkennbar. Sie treten zuerst im lockeren Bindegewebe in der Nähe von Kapillaren auf, und zwar etwa 2 Stunden nach der Operation. Später sind sie auch an anderen Stellen zu finden, vor allem zwischen den degenerierenden Muskelfasern, wo man sie noch 14 Tage n. Op. antreffen kann. Die Natur dieser Zellen und ihre Entstehung sind vorläufig noch ungeklärt. Daß sie mit den Regenerations- bzw. Degenerationsprozessen in Beziehung stehen, ergibt sich aus der Tatsache, daß sie bei den nicht operierten Kontrolltieren niemals gefunden wurden. Eine besondere Bedeutung scheint ihnen nicht zuzukommen; vielleicht handelt es sich bei ihnen um eine bestimmte Form von entarteten Zellen.

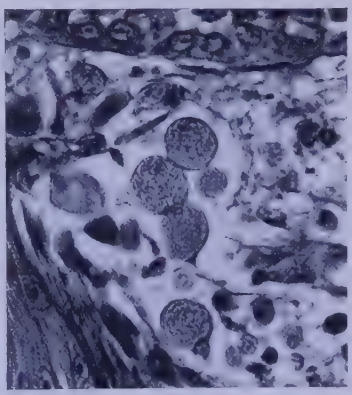

Abb. 19. *T. fario* (106_{02}). 67 Stunden n. Op. Eine Gruppe von basophilen, kernlosen Zellen in der Nähe der degenerierenden Muskulatur.

4. Die Regeneration der Muskulatur.

Über die Muskelregeneration bei Fischen gibt es im Gegensatz zu den Amphibien und Säugetieren nur wenige Untersuchungen.

Nusbaum und Sidoriak (1900) stellten 24 Stunden n. Op. den „scholligen Zerfall" der Muskulatur fest. Viele Muskelschollen dringen passiv in das Hautepithel ein, dessen amöboide Zellen die Muskelreste „umspinnen" und wahrscheinlich durch eine Art phagozytäre Wirkung zu ihrem völligen Verschwinden beitragen. Die Degeneration, die 8—10 Muskelsegmente erfaßt, beginnt im zentralen Teil jedes Segmentes und schreitet nach der Peripherie zu fort. Nusbaum und Sidoriak glaubten vier verschiedene Degenerationsweisen unterscheiden zu können: 1. die „schollige Entartung", 2. die „pathologische Knospung der Muskelfasern", 3. den „passiven Zerfall der Muskelfasern oder Muskelfaserknospen infolge der aktiven Tätigkeit des wuchernden Bindegewebes" und 4. das „Zusammenfließen der Muskelfasern unter der Bildung von Vakuolen und starker Fragmentation der Kerne". Die letzten drei Typen treten erst nach einer Woche auf und sind in den folgenden beiden Monaten immer zu beobachten. Die durch den scholligen Zerfall entstandenen Muskelfragmente werden durch Leukocyten und „in Mesenchymelemente umgestaltete Epithelzellen" phagozytiert, während bei den anderen Degenerationsweisen die Zerfallsprodukte im Sarkoplasma eingebettet werden und erst sekundär von wandernden Bindegewebselementen fortgeschafft werden. Von der 2. Woche n. Op. an sind Regenerationserscheinungen erkennbar, doch gehen nach Nusbaum und Sidoriak die regenerierten Fasern zuerst wieder zugrunde. Die Regeneration beginnt bei den nicht degenerierten Teilen der hintersten Myomeren. Die neuen

Fasern entstehen aus den präexistierenden, indem sich an ihren Enden Plasmastreifen mit mitotisch teilenden Kernen bilden. Aus diesen Bändern differenzieren sich Muskelfasern, die sich von den alten ablösen. Die Hauptmasse der regenerierten Muskulatur entsteht aus spindelförmigen oder ovalen Sarkoblasten, die ebenfalls von den alten Fasern abstammen.

Schmincke (1908), der verschiedene Fischarten untersuchte, konnte mehrere Degenerationsarten nicht unterscheiden, sondern stellte nur den bekannten „scholligen Zerfall" in meist kernlose Sarkolyten fest, die später weiter zerfallen und von Leukocyten phagozytiert werden. Erst nachdem die Sarkolyten größtenteils fortgeschafft sind, beginnt die Regeneration, die durch Aufspaltung der persistierenden Fasern an den Enden und Seiten, bei gleichzeitiger amitotischer Kernvermehrung erfolgt. Daneben wurde das Auswachsen einzelner Fibrillenzüge beobachtet. Nach Schmincke treten bei der Muskelregeneration der Fische nur amitotische Kernteilungen auf.

Nach Sauter (1935) degeneriert die Muskulatur durch „blasige Entartung" (Nauwerck 1890) und durch Zerfall in Sarkolyten. Vom 2.—5. Tage überwiegt die erstere, vom 2.—10. Tage an die letztere Form der Degeneration. Die Reste werden von Makrophagen und Wanderzellen phagozytiert. Die Regeneration geschieht 1. im Anschluß an die alte intakt gebliebene Muskulatur, wobei in Übereinstimmung mit Schmincke (1908) niemals Mitosen beobachtet wurden, sondern nur eine lebhafte amitotische Kernvermehrung. Die Loslösung von Sarkoblasten konnte niemals festgestellt werden, 2. wird die Muskulatur aufgebaut durch Regenerationszellen, die aus Fibrocyten und anderen Bindegewebselementen hervorgehen sollen.

Im Gegensatz zu Schmincke (1908) und Sauter (1935) konnte Banz (1935) bei *Misgurus fossilis* die Bildung von Sarkoblasten und ihre Vermehrung durch Mitosen beobachten. Sie glaubt, daß diese Zellen auch am Aufbau des regenerierenden Bindegewebes beteiligt sind, „denn dessen Zellen unterscheiden sich in keiner Weise von den Sarkoblasten".

Bei jungen Lachsen *(Salmo salar)* degenerieren die Muskelfasern nach Kazancev (1935) zuerst unter Verlust der Quer- und Längsstreifung durch Zerfall in einzelne Bruchstücke. Auf späteren Stadien spaltet sich die kontraktile Substanz in einzelne Fibrillenbündel, die sich allmählich auflösen. Die Regeneration setzt in der 3. Woche n. Op. ein und geht von den übriggebliebenen Myomeren aus. Der Proliferationsstreifen, der aus einkernigen, ovalen oder spindelförmigen Myoblasten besteht, biegt nach dem Ende des Achsenskelets um. Kazancev nimmt im Gegensatz zu Sauter (1935), der die Loslösung von Sarkoblasten an den Enden der alten Fasern nicht beobachtete, an, „daß zwischen den ‚Regenerationszellen' Sauters auch die Zellen, welche von den Elementen der alten Muskelfasern abstammen, sich befinden, und daß nämlich diese Zellen in Muskelbildungszellen sich umwandeln und später an der Bildung des neuen Muskelgewebes teilnehmen."

Nardi (1937) fand bei hungernden und gleichzeitig regenerierenden Elritzen eine Entdifferenzierung von Muskelfasern zu „Regenerationszellen", wie es auch Ide-Rozas (1937) bei regenerierenden Kaulquappen beobachten konnte. Nardi kommt zu der Annahme, „daß im Hungerzustand die bereits (Sauter 1935) bekannten Bildungsstätten des Regenerationsmaterials nicht mehr ausreichen und so die Muskulatur veranlaßt wird, durch Entdifferenzierung Regenerationszellen zu liefern."

Unter dem Einfluß des eindringenden Wassers degenerieren die vom Schnitt getroffenen Muskelfasern der jungen Forellen sofort nach der Wundsetzung. Bei einem Tiere, das 5 Min. n. Op. fixiert wurde, ist die kontraktile Substanz jeder angeschnittenen Faser bereits in eine homo-

gene Masse verwandelt. Die Fibrillen ziehen sich unter Verlust der Quer- und Längsstreifung zu kurzen, dicken Klumpen, den Sarkolyten, zusammen, die sich intensiv mit Eosin färben. Die degenerierte Muskulatur erhält dadurch ein scholliges Aussehen („scholliger Zerfall"; vgl. Abb. 20). Das Sarkoplasma sondert sich ab und wird rasch resorbiert. Der Degenerationsprozeß schreitet rasch weiter und erfaßt auch die Fasern der unverletzten Segmente. Der Zerfall beginnt stets in der Mitte der Myomere

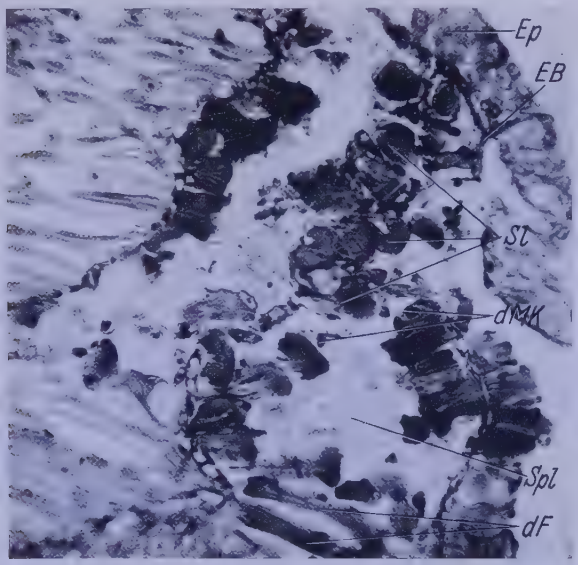

Abb. 20. *T. fario* (92_{02}). 75 Min. n. Op. „Scholliger Zerfall" der Muskulatur. Die kontraktile Substanz der degenerierenden Fasern (*dF*) zieht sich zu den Sarkolyten (*Sl*) zusammen. Die degenerierenden Muskelkerne (*dMk*) liegen entweder frei im Sarkoplasma (*Spl*) oder an der Oberfläche der Sarkolyten. Auch die nicht angeschnittenen Fasern degenerieren. *Ep* Epidermis, *EB* Ende der Basalmembran.

und verläuft nach der Körpermitte und der Oberfläche zu weiter. Nur die an der Peripherie liegenden Myoblasten gehen nicht zugrunde, sofern sie noch keine Fibrillen enthalten (Abb. 25). In den meisten Fällen degenerieren 4 Segmente vollständig und 2 weitere teilweise. Während der Zerfall der einzelnen Faser kurz nach der Operation sehr rasch vor sich geht, erfolgt er mit dem Abklingen der Degenerationsprozesse nur ganz allmählich, und häufig findet man dann Muskelfasern, deren kontraktile Substanz am distalen Ende bereits homogen ist, am proximalen jedoch noch die normale Struktur aufweist. In diesen Fällen kann man gelegentlich auch eine Längsspaltung der Fasern beobachten, die jedoch nicht als ein besonderer Degenerationstyp anzusehen ist. Die Sarkolyten lösen sich später auf (Autolyse), ohne daß hierbei Mesenchymzellen (Makrophagen) wesentlich beteiligt sind. Ein großer Teil der degenerierten

Muskelfasern wird in der oben erwähnten Weise von der aufgelockerten Wundepidermis aufgenommen, wie es auch Nusbaum und Sidoriak (1900) beschrieben haben.

An Stelle der abgebauten Muskulatur entsteht ein großer Hohlraum, der den Anlaß zu umfangreichen Gewebeverlagerungen gibt. Neben dem

Abb. 21. *T. fario* (120_{82}). 8 Tage n. Op. Verlagerung der After- (*A*) und Urethralöffnung (*U*) an das Hinterende infolge des Gewebeschwundes. Die Schnittstelle ist durch das Ende der Basalmembran (*EB*) erkennbar. Keine Neubildung der After- und Urethralöffnung. Ch das herausragende, verbreiterte Chordaende, F Faserscheide, N Neuralrohr.

erwähnten Kollabieren der Wundränder kann dadurch die Verlagerung der After- und Fettflosse (Abb. 9, 10) oder eine Verschiebung der Afteröffnung an das Hinterende (Abb. 21) bewirkt werden, wenn der Schnitt dicht hinter diesen Organen geführt wurde. Da Nusbaum (1907) diese Tatsache nicht beachtete, zog er den irrtümlichen Schluß, daß die am Hinterende auftretenden Flossenteile und die verlagerte Afteröffnung echte Regenerate seien.

Nach ungefähr 8 Tagen ist der Degenerationsprozeß zum Stillstand gekommen, und die Regeneration beginnt. Wie schon Kraske (1878),

Fraisse (1885), Barfurth (1891c, 1906) feststellten und die meisten neueren Arbeiten bestätigten, geht die Neubildung ausschließlich von den erhalten gebliebenen Teilen der Muskulatur aus. Zuerst beginnen sich die von der Degeneration nicht erfaßten peripheren Myoblasten zu Muskelfasern zu differenzieren, die, von der normalen Richtung abweichend, schräg auf das Chordaende zu verlaufen. Zwischen den letzten Resten der Sarkolyten treten alsbald Myoblasten auf, die durch Knospung an den freien Enden der Muskelfasern entstehen, wie es bei jungen Salmoniden schon von Nusbaum und Sidoriak (1900) und Kazancev (1935) beobachtet wurde (Abb. 22). Die Bemerkung Sauters (1935), daß „eine Loslösung von Sarkoblasten mit spindelförmiger Gestalt von den alten Fasern .... zum Zwecke der Muskelneubildung .... bei Fischen überhaupt nicht vorzukommen scheint", trifft daher zumindest für junge Salmoniden nicht zu. Banz (1935) beschreibt diese Art der Myoblastenbildung auch für *Misgurus fossilis*.

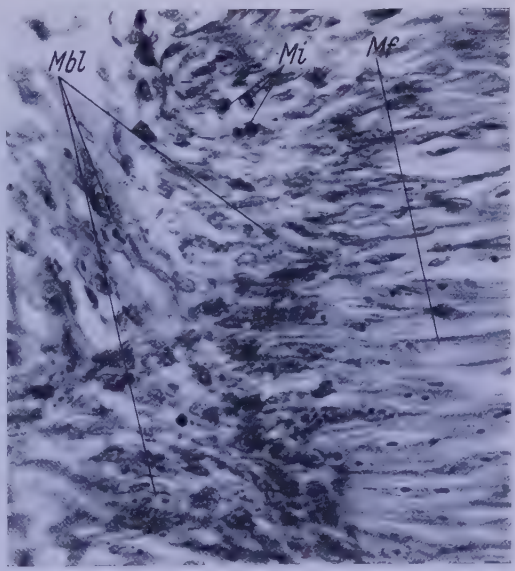

Abb. 22. *T. iridea* (P_9). 31 Tage n. Op. An den Enden der Muskelfasern (*Mf*) entstehen Myoblasten (*Mbl*), die sich ablösen und mitotisch teilen (*Mi*).

Ferner können Myoblasten entstehen durch Entdifferenzierung ganzer Muskelfasern unter Auflösung der kontraktilen Substanz, wie es auch von Nardi (1937) bei hungernden Elritzen und von Ide-Rozas (1937) bei Kaulquappen beschrieben wurde. Diese Art der Bildung des Regenerationsmaterials liefert nur einen ganz geringen Teil der Myoblasten. Nach Nardi soll die Entdifferenzierung nur stattfinden, wenn die normalen Materialquellen bei den hungernden Tieren nicht mehr ausreichen. Da die jungen Forellen für das normale Wachstum bereits einen erheblichen Bedarf an Zellen haben, dürften bei ihnen ähnliche physiologische Bedingungen herrschen wie bei den hungernden Fischen.

Die länglichen bis spindelförmigen Myoblasten haben basophiles Plasma und enthalten einen großen Kern mit ein oder zwei großen Nukleolen; sie sind morphologisch von den histiocytären Zellen nicht zu unterscheiden, wie es Banz (1935) feststellte, sondern allein durch ihre

Lage im Zellverband läßt sich ihre Herkunft und weitere Entwicklung ermitteln. Die Umwandlung von Histiocyten (= „Regenerationszellen" bei Sauter, Nardi usw.) zu Muskelfasern oder eine Beteiligung der Myoblasten am Aufbau des Bindegewebes (Banz 1935) habe ich nicht nachweisen können.

Die Myoblasten bilden einen umfangreichen Zellkomplex, der auf das Hinterende zu vorwächst, wobei zahlreiche Mitosen auf eine lebhafte Zellvermehrung hindeuten (Abb. 22). Vom 13. Tage n. Op. an beginnen sich die der alten Muskulatur am nächsten gelegenen Myoblasten in Zellschläuche mit mehreren Kernen umzuwandeln, in denen alsbald Fibrillen

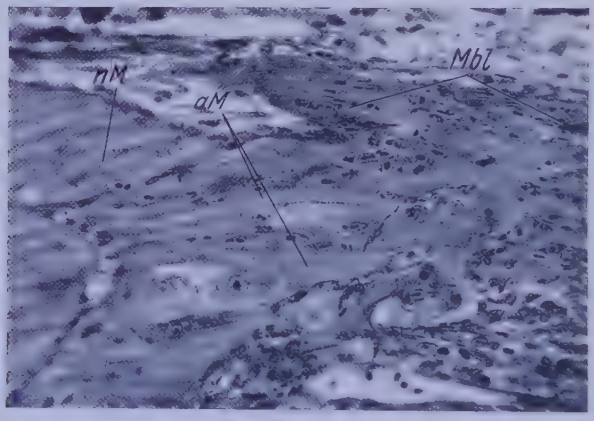

Abb. 23. *T. iridea* (31$_0$) 13 Tage n. Op. Regeneration der Muskulatur durch Auswachsen der Fasern (*aM*). *nM* normale Muskelfasern, *Mbl* persistierende Myoblasten.

gebildet werden, die zuerst an einer Seite in der Nähe der Oberfläche entstehen. Daneben kann die Regeneration auch durch Auswachsen der alten Fasern erfolgen, wodurch Muskelfasern von doppelter Länge auftreten können (Abb. 23). Die regenerierte Muskulatur und die neugebildeten Myosepten zeichnen sich aus durch einen sehr unregelmäßigen Verlauf; sie lassen sich dadurch auf späteren Stadien leicht von den alten Geweben unterscheiden. Insgesamt entspricht die regenerierte Muskulatur etwa 2—3 normalen Segmenten, d. h. es wird kaum der durch die Degeneration entstandene Verlust ersetzt. Nach etwa 40—50 Tagen ist die Regeneration beendet.

Zusammenfassend läßt sich feststellen: Die Muskulatur degeneriert nur nach einem Typus unter der Bildung von Sarkolyten (= „scholliger Zerfall"). Die Regeneration erfolgt entweder durch Auswachsen der alten Muskelfasern oder durch Myoblasten, die an den freien Enden der Fasern als Knospen entstehen. Sie lösen sich ab und können sich mitotisch teilen. Ein sehr kleiner Teil der Myoblasten entsteht durch Entdifferenzierung ganzer Muskelfasern.

5. Die Regeneration der Chorda dorsalis.

Untersuchungen über die Regeneration der Chorda bei Fischen wurden durchgeführt von Nusbaum und Sidoriak (1900), Studnička (1912), Maglio (1926), Kazancev (1935) und Czekanovskaja (1935). Alle Autoren fanden, daß das Chordaepithel für die Regeneration von großer Wichtigkeit ist. Im Gegensatz zu Studnička stellte Czekanowskaja bei Petromyzon weder eine Regeneration der Chorda, noch der Chordascheide fest.

Bald nach der Operation dringt das Ende der Chorda mit dem Chordaepithel aus der Chordascheide heraus und ragt nach einigen Stunden etwa 1—2 mm über das Körperende hinaus, wie es für junge Salmoniden von Nusbaum und Sidoriak (1900) und Kazancev (1935) und für Amphibien von Barfurth (1891c) und Harms (1910) beschrieben wurde (Abb. 11, 13, 21, 24). Dieses Herausschieben des Chordaendes ist rein mechanisch bedingt. Nach der Annahme von O. Hertwig (1893) beruht die Stützfunktion der Chorda auf dem Turgor der Chordazellen innerhalb der Chordascheide. Durch den Operationsschnitt wird der Gegendruck einseitig aufgehoben, und die Zellen quellen allmählich heraus, während sich das Ende der Faserscheide und der Elastica externa unter Faltenbildung ein wenig zurückzieht (Abb. 13, 24). Die Druckentlastung äußert sich auch in der deutlichen Verbreiterung des Chordastumpfes außerhalb der Faserscheide (Abb. 11, 13, 21, 24). Bei der späteren Überdeckung durch die Wundepidermis wird das Chordaende meistens umgeknickt und bildet nun eine kegelförmige Vorwölbung am Hinterende, die von Bert (1863) als erstes Zeichen der Regeneration angesehen wurde. Nach einem Tage, manchmal erst nach einer Woche, fängt das Chordaepithel an, in das Innere der Chorda hineinzuwachsen (Abb. 24). Die Wucherung kann an mehreren Stellen zugleich erfolgen und distal vom Ende der Chordascheide oder davor sich vollziehen. Je nachdem hat das endgültige Chordaende ein verschiedenes Aussehen (Abb. 25, 28, 29). Man muß annehmen, daß das Zellmaterial der Wülste zu einem großen Teile aus dem übrigen Chordaepithel herbeiwandert, da die gelegentlich zu beobachtenden Mitosen allein die rasche Vermehrung nicht bewirken können. Die Ansicht Kazancevs (1935), der annimmt, daß die Proliferation des Chordaepithels die Ursache für das Herauswachsen des Chordaendes darstellt, ist sicher unzutreffend, da die Wucherung immer erst lange nach Beendigung des Herausquellens erfolgt (vgl. Abb. 13). Ebenso läßt sich die vom gleichen Autor angenommene nachträgliche Verlagerung der Proliferationszone an das Ende der Faserscheide nicht bestätigen, wie aus der Abb. 28 klar hervorgeht. Die Wucherungen des Chordaepithels bestehen aus großen, plasmareichen und dicht zusammenliegenden Zellen, deren stark basophiles Plasma je einen großen ovalen Kern mit ein bis zwei deutlichen Nukleolen enthält. Diese Wülste scheiden nach außen eine neue Chordascheide ab, die gewöhnlich unregelmäßig verläuft und oft in einzelne Züge geteilt ist. Nach vorn legt sich die neue Scheide allmählich von innen her an die alte an und geht in sie

über. Aus dem allmählichen Übergang ergibt sich, daß nur das Chordaepithel die Matrix der neuen Scheide sein kann, und daß die Aktivierung der Zellen sich nicht nur auf die eigentliche Schnittstelle beschränkt, sondern, allmählich abklingend, weiter nach vorn reicht. Die Ansicht von Nusbaum und Sidoriak (1900), nach denen wandernde Bindegewebszellen, die zwischen die Chorda und die Faserscheide eindringen, die neue Scheide im direkten Anschluß an die alte bilden sollen, kann ich nicht

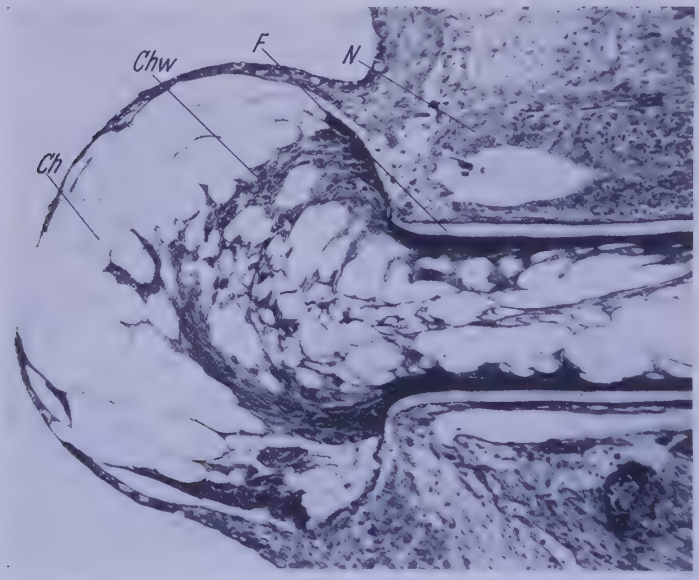

Abb. 24. *T. fario* (121_{93}). 9 Tage n. Op. Das Chordaepithel ist an mehreren Stellen in das Innere der Chorda gewuchert (*Chw*). *F* Faserscheide. Die Umlagerung der Zellen am Ende des Neuralrohres (*N*) läßt auf beginnende Regeneration schließen.

bestätigen, zumal nur in seltenen Fällen ein Zwischenraum zwischen Chordaepithel und -scheide entsteht. Richtig ist vielmehr die Feststellung von Barfurth (1891 c), „daß die junge Chorda sich ihre Scheide selbst bildet, und zwar nicht direkt im Anschluß an die alte Scheide". Mit der Regeneration der Chordascheide, die stets viel schwächer als die ursprüngliche bleibt, unterliegt der distal von ihr gelegene Chordarest einer raschen Degeneration durch autolytischen Zerfall. An seiner Stelle bleibt unter der Epidermis zunächst ein schmaler Spalt mit faserigen Resten übrig, der nach einiger Zeit ebenfalls verschwindet, indem er durch einwandernde Zellen (Chondroblasten, Myoblasten usw.) ausgefüllt wird. Eine Verlängerung der Chorda erfolgt durch die Wucherung des Chordaepithels nicht. Auch die Umbildung von Epithelzellen in Chordazellen ist nur geringfügig, und ihre Größe bleibt meist klein. Die Regenerationsvorgänge bei der Chorda beschränken sich somit im wesentlichen

auf die Abschließung des verletzten Organs durch Bildung einer neuen Chordascheide.

Die letzten Hämal- und Neuralknorpel degenerieren ebenfalls, selbst wenn sie vom Schnitt nicht unmittelbar getroffen wurden. Die Knorpelzellen sterben ab, und die Grundsubstanz löst sich auf. Nach Beendigung der Degeneration wandern Chondroblasten aus dem Perichondrium der letzten persistierenden Hämal- und Neuralbögen an der Chordascheide entlang nach hinten und führen direkt hinter dem neuen Chordaende zu einer neuen Knorpelbildung. Ein zweiter Knorpel entsteht häufig an der Ventralseite des Chordaendes (Abb. 25). Beide Knorpel wachsen aufeinander zu und bilden so eine einheitliche ventrale Knorpelplatte. Eine ähnliche Knorpelbildung kann auch auf der Dorsalseite entstehen. Später verknöchern diese Gebilde zu einem knöchernen Rohr, das nun das Chordaende allseitig umgibt.

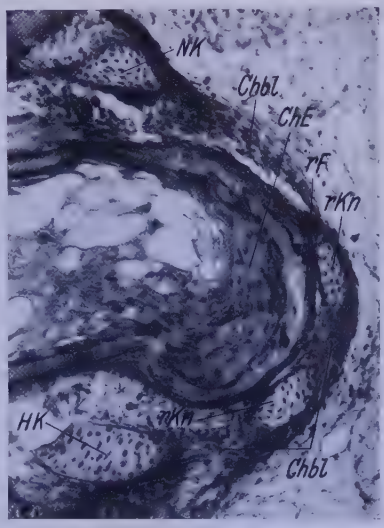

Abb. 25. *T. iridea* (J_6). 36 Tage n. Op. Von dem letzten Hämal- (*Hk*) und Neuralknorpel (*Nk*) wandern Chondroblasten (*Chbl*) hinter das neue Chordaende und bilden hier zwei neue Knorpel (*rKn*). *ChE* Chordaepithel, *rF* regenerierte Faserscheide.

Zusammenfassung. Die Regenerationsfähigkeit der Chorda beschränkt sich bei den jungen Forellen im wesentlichen auf die Bildung einer neuen Faserscheide, die das verletzte Ende abschließt und von Wucherungen des Chordaepithels erzeugt wird. Hinter dem neuen Chordaende bilden sich Knorpel, die aus Chondroblasten entstehen, die an der Chordascheide entlang wandern.

6. Die Regeneration des Rückenmarks.

Die Regeneration des Rückenmarks wurde bei den Fischen bisher wenig untersucht. Nusbaum und Sidoriak (1900) bemerkten in der 3. und 4. Regenerationswoche den Verschluß des Zentralkanals, der am Ende bläschenartig erweitert erscheint. Erst in der 10. Woche beginnt die Regeneration, deren Verlauf jedoch nicht verfolgt werden konnte, da alle Versuchstiere Nusbaums zu dieser Zeit eingingen. Pearcy und Koppanyi (1924) fanden, daß bei Goldfischen mit durchtrenntem Rückenmark nach $2^1/_2$ Monaten die Funktion wieder aufgenommen wird und die Schnittstelle durch regenerierte Achsenzylinder überbrückt ist. Hooker (1932) konnte bei jungen Lebistes reticulatus, deren Rückenmark in den ersten 4 Tagen nach der Geburt durchschnitten wurde, bereits 6 Tage n. Op. eine vollständige physiologische und morphologische Regeneration feststellen, die durch auswachsende Fasern und auswandernde undifferenzierte Zellen, die sich in Neuroblasten umwandeln, erfolgt. Nach Maglio (1926) beginnt die Regeneration bei

jungen Aalen 15 Tage n. Op. durch Auswachsen der Nervenfasern. Die Nervenzellen stammen nach seinen Untersuchungen vom Ependym ab, in dem zahlreiche Mitosen auftreten. Nach Tuge und Hanzawa (1937) dauert die Regeneration bei japanischen Reis-Elritzen *(Oryzias latipes)* etwa 3 Wochen; sie vollzieht sich durch Auswachsen der Nervenfasern. Die normale Größe und Struktur wird in keinem Falle wiederhergestellt. Nicholas (1927) konnte bei jungen Fundulus eine Regeneration nicht beobachten. Zum gleichen Ergebnis kamen Kazancev (1935) bei jungen Lachsen *(Salmo salar)* und Czekanowskaja (1935) bei Ammocoeten von *Petromyzon fluviatilis*.

Unter dem Einfluß der Verletzung und des eindringenden Wassers unterliegt das Ende des angeschnittenen Rückenmarks der jungen Forellen einer raschen Degeneration. Infolgedessen bildet sich an seinem Ende eine Ansammlung von Plasmaresten und Kernen, die zu Chromatinklumpen degeneriert sind (Abb. 13). Nach ungefähr 10 Tagen ist die Degeneration beendet, und es zeigen sich die ersten Anzeichen der Regeneration. Die Zellen am Ende des Stumpfes beginnen sich umzuordnen und nach hinten zu schieben. Der Zellverband lockert sich, und die Kerne, die gewöhnlich senkrecht zur Längsachse stehen, neigen sich um 90° und zeigen auf diese Weise eine aktive Zellwanderung an (Abb. 26, 27). Von der Verlagerung werden alle Zellen des noch wenig ausdifferenzierten Neuralrohres erfaßt, vor allem aber die Zellen des Ependyms. Da nur im Ependym Mitosen zu finden sind und die Art der Zellverschiebung beim Beginn der Regeneration auf eine stärkere, vielleicht ausschließliche Aktivität der Zellen dieser Schicht schließen läßt, kann man in Übereinstimmung mit Fraisse (1885), Barfurth (1891c, 1906), Simoes-Raposo (1925) u. a. annehmen, daß das Epithel des Zentralkanals die Matrix für das Regenerat ist. Dies wird auch von Hooker (1932) bestätigt, indem er feststellt: "Though few mitoses are present anywhere in the cord, those are found are in the ependymal cells".

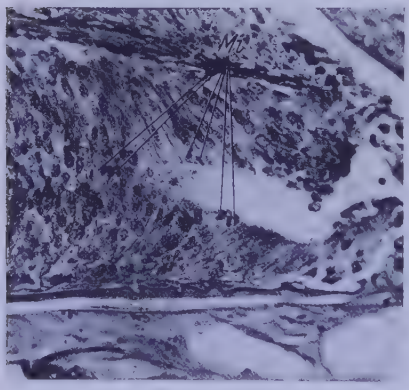

Abb. 26. *T. fario* (124_{02}). 11 Tage n. Op. Beginn der Regeneration des Rückenmarkes. Verlagerung der Neuroblasten. *Mi* Mitosen in der Ependymschicht.

Daß aber das Regenerat nicht nur durch eine Vermehrung der Zellen des Restorgans, sondern in erster Linie durch eine Umlagerung und Auswanderung von Neuroblasten entsteht, ersieht man vor allem aus seinem dünn ausgezogenen Ende (Abb. 28). Wie schon Fraisse (1885), Barfurth (1891c) und Harms (1910) bei Amphibien beobachteten, verschließen die amöboid gewordenen Neuroblasten das gewöhnlich stark erweiterte Ende des Zentralkanals, das dadurch rauten- oder bläschen-

förmig erscheint (Abb. 27). Nach Barfurth (1891 c) entsteht diese Erweiterung durch den Druck des Liquor cerebrospinalis gegen die dünne und wenig widerstandsfähige Wand des regenerierten Endes. Da das Ende jedoch schon vor dem Verschluß des Zentralkanals verbreitert ist (was vielleicht auf das Wachstum der Ependymschicht oder andere

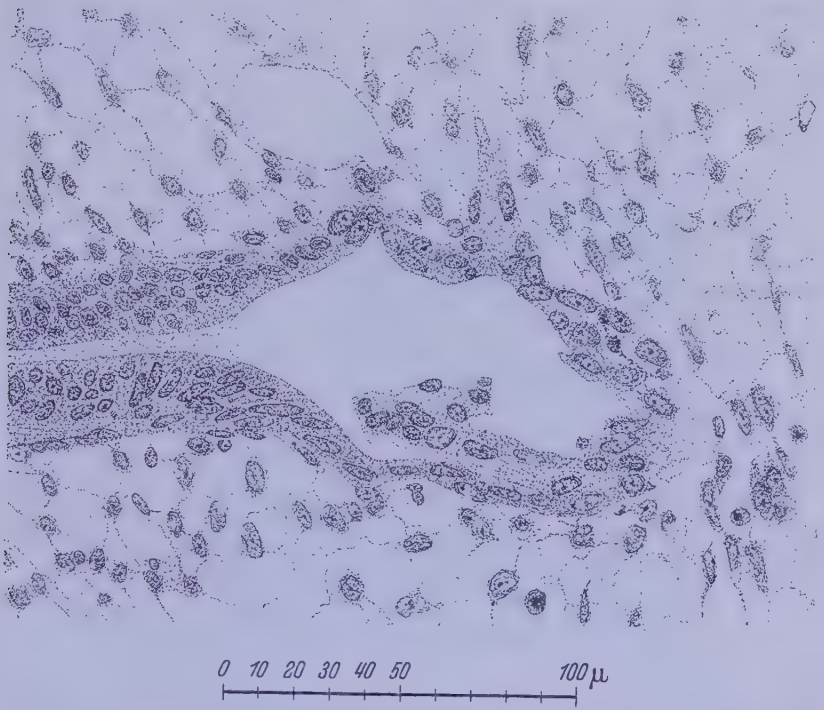

Abb. 27. *T. iridea* (J_3). 36 Tage n. Op. Das erweiterte Ende des Neuralrohres ist durch ausgewanderte Neuroblasten verschlossen. Die Drehung der Kernachsen und die Lockerung des Zellverbandes sind Anzeichen für die aktive Zellwanderung.

Spannungsdifferenzen zurückzuführen ist), dürfte die Form des Regenerats durch diese Erweiterung bedingt sein.

Das Ende des Rückenmarks wächst zu einem dünnen schlauchförmigen Anhang aus, der oft bis dicht unter die neugebildete Epidermis reicht (Abb. 28). In ihm sind später Nervenfasern vorhanden, die sich im Anschluß an die proximalen Teile gebildet haben. Ob der Neubildung eine funktionelle Bedeutung zukommt erscheint fraglich. Die Ausbildung des Regenerats ist in erheblichem Maße von den benachbarten Geweben abhängig; so kann z. B. das Ende durch die regenerierende Muskulatur nachträglich verlagert werden. Wenn das Chordaende nach oben verbreitert ist, kann die Bildung des Anhangs ganz unterbleiben und nur ein einfacher Verschluß des Zentralkanals stattfinden. Diese Tatsache

legt den Gedanken nahe, daß die erwähnte Neubildung kein Regenerat im eigentlichen Sinne darstellt, sondern nur durch den einseitigen Gewebedruck entsteht, dem die aktivierten, amöboiden Neuroblasten nachgeben.

Zusammenfassung. Am Rückenmark der jungen Forellen sind Regenerationserscheinungen feststellbar. Das Regenerat entsteht durch Vermehrung und Verlagerung von Neuroblasten, die aus dem Ependym stammen. Die Form des Regenerats ist von der Umgebung abhängig.

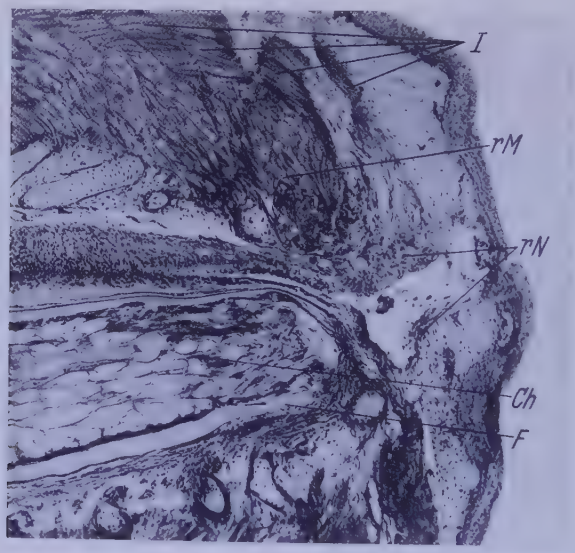

Abb. 28. *T. iridea* (K_4). 30 Tage n. Op. Das Regenerat des Neuralrohres (*rN*) reicht bis dicht unter die Epidermis. Das dünne Ende des Restorganes ist auf die Auswanderung von Neuroblasten zurückzuführen. Die regenerierte Muskulatur zeigt einen unregelmäßigen Verlauf (*rM*). *I* Muskelfasern, die aus den persistierenden Myoblasten entstanden sind. *Ch* Chorda, *F* Faserscheide.

Meistens wird ein dünner Anhang gebildet, dessen Funktionsfähigkeit zweifelhaft ist.

7. Die Regeneration des Afters.

In der Literatur sind bereits einige Fälle der Regeneration der Afteröffnung bei Fischen beschrieben worden. Nach Nusbaum und Sidoriak (1900) ist bei den jungen Forellen, die präanal durchschnitten wurden, bereits 4—5 Wochen n. Op. ein neuer After und nach 10 Wochen auch die Urethralöffnung gebildet. Die neuen Öffnungen entstehen aber nicht auf der Ventralseite, sondern am Hinterende auf einer kegelförmigen Erhebung, „wo die Anlage der Schwanzflosse sich bildet". Diese Bemerkung läßt aber darauf schließen, daß es sich zumindest bei einem Teil der Versuchstiere nicht um eine Regeneration, sondern um eine einfache Verlagerung von Resten der Afterflosse und des Afters an das Hinterende aus den oben geschilderten Ursachen handelt (vgl. Abb. 21); das bestätigen vor allem auch die Abb. 6 und 7 bei Nusbaum (1907). Die Regeneration soll so verlaufen, daß das

blind geschlossene Ende des Darmes und eine trichterförmige Einstülpung der Epidermis gegeneinander wachsen und verschmelzen.

Kazancev (1935) konnte nur eines der vor dem After operierten Fischchen bis zum 15. Tage halten, da alle übrigen in den ersten Tagen eingingen. Er bestätigt die Angaben von Nusbaum und Sidoriak, ohne eine genauere Beschreibung zu geben.

Die Bildung eines widernatürlichen Afters bei Karpfen wird von Staff (1915), Schäferna (1927) und Wunder (1936) beschrieben. Sie kommt zustande als Folge von Stichverletzungen, bei denen die Darmwandung beschädigt wurde. Die verletzte Stelle verwächst mit der äußeren Haut, und der Kot gelangt so auf dem kürzesten Wege nach außen. Der funktionslose Abschnitt verkümmert und der alte After wächst zu.

Da der größte Teil der von mir vor dem After durchschnittenen Forellen in den ersten Tagen einging und nur ein einziges ein Alter von 66 Tagen erreichte, konnten nur 12 Tiere histologisch untersucht werden. Wie Nusbaum und Sidoriak (1900) beschrieben, wächst das Darmende nach hinten. Eine trichterförmige Einsenkung der Epidermis habe ich dagegen in den meisten Fällen nicht beobachten können, vielmehr scheint das Darmende bis an die Epidermis zu wachsen, die dann durch den Druck des Kotes durchbrochen wird. Daß dies nicht in allen Fällen gelingt, scheinen die oben geschilderten entzündlichen Anschwellungen zu beweisen, die schließlich den Tod der betreffenden Fischchen zur Folge hatten. Die neugebildete Afteröffnung liegt stets am Hinterende auf einer kleinen Erhebung, wie es schon Nusbaum und Sidoriak (1900) und Kazancev (1935) feststellten.

Das zur Regeneration des Darmes benötigte Zellmaterial entstammt ausschließlich dem Darmende. Auch hier vollzieht sich die Heilung der Verletzung vor allem durch Umlagerung der aktivierten Zellen, da Mitosen nur sehr selten sind.

8. Die Regenerationserscheinungen im Bereich der Schwanzflosse.

Da die Gewebe im Gebiet der Schwanzflosse der eben geschlüpften Forellen zur Zeit der Operation größtenteils noch sehr wenig ausdifferenziert sind, finden degenerative Vorgänge fast gar nicht statt. Die Regeneration kann infolgedessen sofort einsetzen und ist rasch beendet. Bezüglich der histologischen Vorgänge in der Epidermis, der Muskulatur, der Chorda und dem Neuralrohr gilt das oben Gesagte.

a) Die Regeneration der Basalknorpel. In der Schwanzflossenanlage der jungen Forellen strömen von den letzten Hämalbögen Chondroblasten in geschlossenem Zuge nach hinten und bauen die heranwachsenden Basalknorpel auf, wobei das Bildungsmaterial durch zahlreiche Mitosen intensiv vermehrt wird. Nach Entfernung eines Teiles der Schwanzflossenanlage bewirken diese Chondroblasten eine rasche Regeneration der verletzten Flossenstrahlenträger, die aber ihre normale Form und Anordnung in keinem Falle wiedererlangen. Der Zellenstrom wandert an der Schnittfläche der stehengebliebenen Stümpfe entlang, so daß

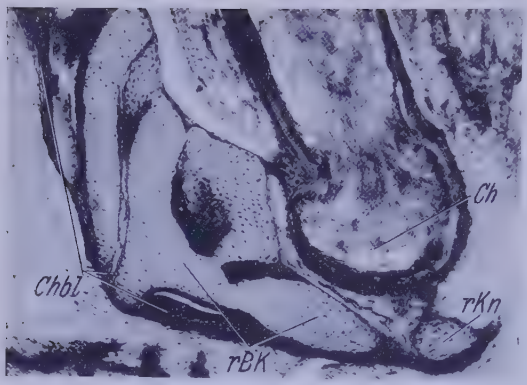

Abb. 29. *T. iridea* (J_3). 36 Tage n. Op. Regeneration der Basalknorpel. Das Regenerat (*rBk*) ist um etwa 80° abgelenkt und verbindet die beiden letzten Basalknorpelreste. *Chbl* Chondroblastenstrom, *rKn* Knorpelregenerat, das hinter dem Chordaende (*Ch*) entstanden ist.

das Regenerat nicht in der ursprünglichen Richtung weiterwächst, sondern in einem Winkel von etwa 70—120° abgelenkt wird. Die Ursache für diese Änderung der Wachstumsrichtung ist wahrscheinlich die Verlagerung der dorsalen und ventralen Flossenreste an das Hinterende, die zur Bildung der bereits erwähnten Restflosse führt (vgl. S. 397). Das entstehende Regenerat setzt

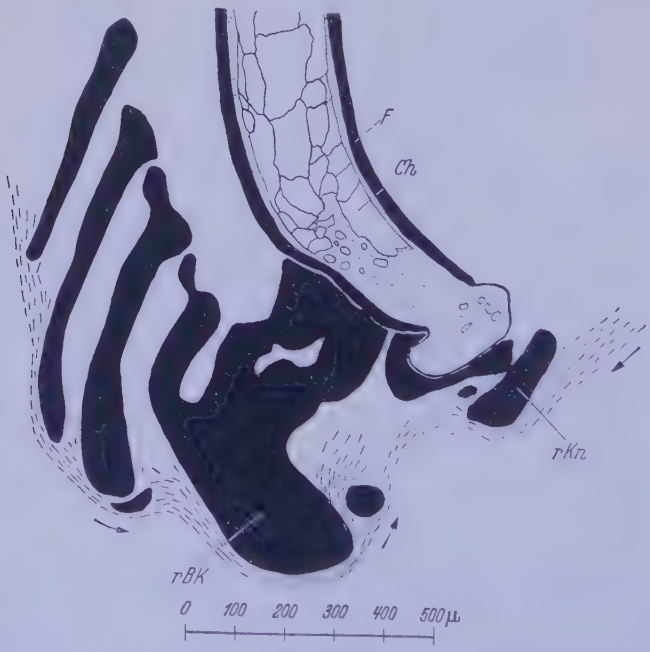

Abb. 30. *T. iridea* (J_4). 36 Tage n. Op. Regeneration der Basalknorpel schematisiert. An die Knorpelspange, die die Reste der letzten drei Basalknorpel verbindet, hat sich ein umfangreicher Knorpelkomplex (*rBk*) angesetzt, der annähernd in der ursprünglichen Richtung wächst. Die kurzen Striche geben die Richtung des Chondroblastenstromes an. *F* Faserscheide.

sich hakenförmig an den Knorpelstumpf an und entwickelt sich später zu einer Knorpelspange, die die Reste der letzten 2—3 Basalknorpel

quer verbindet (Abb. 29). Nach einiger Zeit schließt sich daran, dem raschen Längenwachstum entsprechend, ein umfangreicher Knorpelkomplex an, der annähernd in der ursprünglichen Richtung wächst (Abb. 30). Auch die letzten Neuralbögen erfahren durch die Ablenkung des Chondroblastenstromes eine nach dem Chordaende gerichtete hakenförmige Abbiegung. Hinter dem Ende der Chorda wird immer ein kleiner Knorpel gebildet, der dem Chordaendknorpel entspricht (vgl. S. 423) und dessen Entstehung auf die gleiche Weise zu erklären ist (Abb. 29, 30). Wenn alle Flossenstrahlenträger entfernt wurden, kann dieser Knorpel zu einer umfangreichen kegel- oder gabelförmigen Bildung auswachsen.

b) Die Regeneration der Flossenstrahlen. Da eine genaue histologische Untersuchung des Regenerationsverlaufes der Flossenstrahlen nicht die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war, möchte ich mich nur auf einige kurze Bemerkungen beschränken und im übrigen auf die bereits vorhandene Literatur hinweisen. Auf Grund meiner Befunde kann ich die histologischen Angaben von Suworoff (1904), Beigel (1910), Eskin (1928), Schimcke (1933), Schäfer (1935) und Banz (1935) nur bestätigen. Das Regenerat der Flossenstrahlen entsteht direkt unter der Epidermis durch Zellen des Periosts, die streifenförmig vorwachsen und die Knochensubstanz in unmittelbarem Zusammenhang mit den noch vorhandenen Resten bilden. Das Zellmaterial scheint dem gleichen Blastem zu entstammen, das die Basalknorpel bildet. In Übereinstimmung mit den genannten Autoren habe ich das von Harrison (1893) geschilderte Auftreten von Körnchen in den Strahlenbildungszellen nicht beobachten können.

V. Das Problem der Herkunft des Regenerationsmaterials.

Während in der früheren Regenerationsliteratur vorwiegend morphologische Fragen behandelt wurden, ist in neuerer Zeit die Frage nach der Herkunft des Regenerationsmaterials immer stärker in den Vordergrund gerückt. Es werden hierbei hauptsächlich 3 verschiedene Ansichten vertreten. Die älteren Autoren, vor allem Barfurth (1891 c), Fraisse (1885), Marchand (1901) und Morgan (1907), vertraten den Standpunkt, daß nur „Gleiches aus Gleichem" entstehen kann. Demgegenüber zeigten die Untersuchungen an Wirbellosen, daß es im Organismus noch embryonale, totipotente Zellen gibt, die bei Verletzungen die entfernten Gewebe aufbauen können. Derartige Elemente sind z. B. die „Archäocyten" der Spongien, die „Interstitialzellen" der Hydren, die „Neoblasten" der Planarien und die „Amöbocyten" der Tunicaten, die bei der Regeneration unter dem Einfluß eines „Organisators" oder anderer bereits „relativ determinierter" Zellen (Goetsch) sich zu den verschiedenen Geweben ausdifferenzieren. Hellmich (1930) glaubte auch bei Urodelen ähnliche embryonale Zellen in den Fibrocyten des lockeren

Bindegewebes gefunden zu haben, die sich bei der Aktivierung durch den Wundreiz in die totipotenten „Regenerationszellen" umwandeln sollen. Die gleiche Ansicht vertritt Sauter (1935) bei seinen Untersuchungen an Elritzen.

Die dritte Möglichkeit der Entstehung des Regenerationsmaterials ist die Umbildung von ausdifferenzierten Geweben in andersartige (Metaplasie). Diese Anschauung stützt sich vor allem auf die berühmte Wolffsche Linsenregeneration bei Tritonen, wobei das Material von den Zellen des oberen Irisrandes geliefert wird. Die von Nusbaum und Sidoriak (1900) und Nusbaum (1912) geschilderte Umwandlung von Epidermiszellen in Mesenchymzellen bei jungen Forellen konnte von keiner anderen Seite bestätigt werden und beruht nach den Ergebnissen von Loeb (1898) und Sauter (1935) wahrscheinlich auf einer Mißdeutung. Auch die Untersuchungen von Taube (1923) und Weiss (1928) ergaben, daß sich die Epidermis stets selbständig verhält und niemals Bindegewebsmaterial liefern kann. Es bleibt somit nur die Möglichkeit der Gewebeumdifferenzierung innerhalb des gleichen Keimblatts übrig. Diese Anschauung wird in einer Reihe neuerer Arbeiten vertreten. Als Zwischenform zwischen dem Ursprungsgewebe und der Neubildung werden die „Regenerationszellen" (Hellmich) angesehen, die als undifferenzierte, totipotente Elemente in das Regenerat einwandern und hier alle Gewebe aufbauen sollen. Ihre Ausdifferenzierung zu Muskulatur, Knorpel usw. soll unter dem Einfluß noch undifferenzierter, aber bereits „relativ determinierter Zellen" (Goetsch) erfolgen. Während Hellmich (1930) und Sauter (1935), wie oben erwähnt, nur das lockere Bindegewebe als Ursprungsort der Regenerationszellen ansahen, entstehen sie nach den Untersuchungen von Ide-Rozas (1937) an Kaulquappen aus den verschiedensten Zellen. Über eine „Übergangsform" sollen sie aus Fibrocyten, Wanderzellen, Makrophagen, lymphocytoiden Zellen, Somatopleurazellen sowie Perichondrial-, Knorpel- und Muskelzellen hervorgehen können. „Alle hier berücksichtigten mesodermalen Zellarten besitzen eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit und Umwandlungspotenz, sie können sich alle zu einem mehr ‚embryonalen' Zustand zurückdifferenzieren" (Ide-Rozas, 1937, S. 605). Nardi (1936, 1937) kommt bei seinen Untersuchungen über die Regeneration bei hungernden Elritzen im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen.

Nach den oben geschilderten Vorgängen bei der Regeneration des Schwanzes der jungen Forellen, die sofort nach dem Schlüpfen operiert wurden, kann ich das Vorhandensein von totipotenten „Regenerationszellen" nicht bestätigen. Aus den verletzten Geweben entstehen zwar aktivierte, morphologisch undifferenzierte und amöboide Zellen mit basophilem Plasma und großem, ovalem Kern, der 1—2 deutliche Nukleolen enthält, also Zellen, die das Aussehen der „Regenerationszellen" besitzen und zweifellos auch aktive Bewegungen ausführen können.

Aus ihrer Lage im Zellverband und der weiteren Entwicklung ergibt sich jedoch, daß sie stets nur die Gewebe bilden, aus denen sie entstanden sind. Die Zellen müssen also, trotz des „undifferenzierten" Aussehens, zur Bildung einer bestimmten Gewebeart determiniert sein. Einzelne aktivierte Epidermiszellen, Myoblasten, Neuroblasten, Histiocyten usw. sind morphologisch voneinander nicht zu unterscheiden, einfach weil aktive, undifferenzierte Zellen gleich aussehen müssen, da sie ja keine morphologischen Differenzierungen aufweisen und sich im gleichen physiologischen Zustand befinden. Trotzdem darf man aber meines Erachtens eine „Embryonalisierung" im Sinne einer Potenzerweiterung nicht annehmen, da eine Beteiligung der Zellen am Aufbau eines andersartigen Gewebes in keinem Falle nachgewiesen werden konnte. Insbesondere habe ich in meinen Präparaten keinen Anhaltspunkt für die Umwandlung der aktivierten Zellen des lockeren Bindegewebes (Histiocyten) in Muskelzellen oder Knorpelzellen finden können. Auch in den Fällen, in denen man die Herkunft des Regenerationsmaterials infolge der Lageverhältnisse nicht eindeutig bestimmen kann (wie es beim Regenerationskegel der Amphibien der Fall ist), wird man nicht ohne weiteres auf Grund der morphologischen Ähnlichkeit eine Totipotenz der Zellen annehmen dürfen, solange nicht auch für ältere Wirbeltiere der eindeutige Nachweis erbracht ist, daß aktivierte, morphologisch undifferenzierte Zellen gleicher Herkunft unter der Wirkung verschiedener „Organisatoren" so verschiedenartige Gewebe, wie Muskulatur, Knorpel, Chorda, lockeres Bindegewebe usw., bilden können. Eine Klärung der Frage, ob es bei den Wirbeltieren (von den ersten Entwicklungsstadien abgesehen) überhaupt totipotentes Zellmaterial gibt, dürfte durch die Regenerationsforschung allein kaum gebracht werden, da die ihr zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethoden zu viele Mängel aufweisen. Sie muß daher unbedingt auch die Ergebnisse anderer Forschungsrichtungen, insbesondere der Transplantation und der Gewebezüchtung, berücksichtigen.

Nach dem bis heute vorliegenden Tatsachenmaterial der Gewebezüchtung muß man annehmen, daß es embryonale, zur Bildung aller Gewebe befähigte Zellen bei erwachsenen Wirbeltieren nicht gibt. Nach Fischer (1930) können sich zwar die Zellen in den Kulturen morphologisch entdifferenzieren, trotzdem behalten sie aber stets ihre inhärenten Eigenschaften und bilden unter bestimmten Bedingungen wieder Gewebe, die dem Ursprungsgewebe ähnlich sind. So können z. B. vom Perichondrium isolierte Zellen, „die in der Kultur nicht von fibroblastenähnlichen Zellen anderer Art zu unterscheiden sind, ... dazu gebracht werden ...., sich zu ‚differenzieren' und ein Gewebe zu bilden, das in nicht geringem Grad dem entsprechenden Stützgewebe im Organismus ähnelt" (Fischer, 1930, S. 305). Es muß dabei betont werden, daß die Differenzierung nur durch die Unterdrückung des Wachstums erreicht wurde. (Das Kulturmedium bestand nur aus reinem Plasma, an Stelle eines

Gemisches aus Plasma und Embryonalextrakt.) Fischer (1930) kommt daher zu dem Schluß: „Es ist widersinnig zu glauben, daß die von uns untersuchten, vom Perichondrium abgeleiteten fibroblastenähnlichen Zellen nicht Chondrioblasten mit der Fähigkeit, Knorpel zu bilden, bleiben, nur weil sie morphologisch nicht von fibroblastenähnlichen Zellen anderer Art zu unterscheiden sind." An anderer Stelle widerlegt er die Ansicht, daß die Fibrocyten totipotent seien: „Die Fibroblasten sind als spezifisch differenzierte Elemente anzusehen, aus denen nur in den allerseltensten Fällen ..... Wanderzellen, Polyblasten oder Histiozyten entstehen können" (a. a. O. S. 392). Man kann daher nicht nur auf Grund des „undifferenzierten" Aussehens diesen Zellen embryonale Fähigkeiten zuschreiben, denn „die morphologischen Eigenschaften der Zellen sind sicher ganz sekundär, und die Zellen können deshalb nicht allein durch solche charakterisiert werden" (a. a. O. S. 10). Die Entdifferenzierung ist nur eine Folge des Gewebewachstums, denn aktive Proliferation und gleichzeitige Zelldifferenzierung sind unvereinbar (a. a. O. S. 308). Erst mit dem Aufhören des Wachstums und dem Abklingen der Aktivierung kann die Differenzierung erfolgen. Deutlich zeigt dies das oben erwähnte Beispiel der Knorpelbildung hinter dem Chordaende bei den jungen Forellen (vgl. S. 423, 429): Die morphologisch undifferenzierten Zellen, die aus dem Perichondrium der letzten Hämalbögen nach hinten wandern, werden von den Zellen, die von den Neuralbögen entgegenkommen, gestaut, und an dieser Stelle, an der die Bewegung zum Stillstand kommt, wird der Knorpel gebildet. Mit dem Nachlassen der Aktivität der Zellen kann also die Realisierung der in ihnen schlummernden Potenz zur Knorpelbildung erfolgen. Irgendein „Organisator" dürfte die morphologisch undifferenzierten Zellen kaum zur Bildung des Knorpels veranlaßt haben, so daß die Fähigkeit zur Knorpelbildung in den Zellen selbst vorhanden sein muß. Wären die scheinbar indifferenten Zellen nicht bereits determiniert, so hätten aus ihnen ebensogut andere Gewebe entstehen können.

In einer späteren Arbeit hebt Fischer (1932) noch einmal hervor, „daß die spezifischen Eigenschaften der Zellen, die sich auf die Zellart, das Tierindividuum und die Tierspezies beziehen, in dem explantierten Gewebe unbegrenzt fixiert bleiben von dem Moment an, wo sie aus dem Tier herausgenommen werden". Daß die morphologische Entdifferenzierung mit einer Embryonalisierung nichts zu tun hat, betont auch Ries (1938): „Schließlich haben vor allem auch Reimplantationsversuche erwiesen, daß die Zellen in vitro keine rückläufige Entwicklung, die zu einer Potenzerweiterung führen müßte, durchmachen." Dies beweisen unter anderem die Versuche von Törö (1934, 1937), der Fibroblasten-„Reinkulturen" in die Augenkammer von Hühnchen implantierte und ihre Umwandlung in Herzmuskelzellen und Blutzellen beobachtete, während nur wenige Zellen das Aussehen der Fibroblasten behielten.

„Reine Fibroblastenkulturen enthalten nach Törö also potentiell verschiedene Zellen, die nur morphologisch gleich sind" (Ries, 1938, S. 345).

Einen weiteren Beweis für die Auffassung, daß es nicht irgendwelche Organisatorwirkungen sind, die in diesen Fällen die Gewebedifferenzierung hervorrufen, sondern nur die Potenzen, die in dem determinierten Zellmaterial ruhen, erbrachten die Versuche von Polejaiev (1936). Er amputierte Beine des Axolotl in der Knieregion, entfernte die inneren Gewebe, mit Ausnahme der Nerven und Blutgefäße, zerstückelte sie und füllte sie in die Hautmanschette zurück, die darauf vernäht wurde. Aus diesem Rest regenerierte ein normales Bein. Wenn aber die Hautmanschette mit zerkleinertem Schwanzmaterial gefüllt wurde, entstand eine schwanzförmige Bildung. Da man erfahrungsgemäß annehmen muß, daß bei dieser Prozedur alle ausdifferenzierten Gewebe degenerieren und ihnen somit eine „Organisatorwirkung" nicht zukommen kann, muß das Regenerat aus den persistierenden, morphologisch undifferenzierten Zellen entstanden sein, die aber schon zur Bildung der Gewebe des Schwanzes determiniert sein müssen. Auf Grund seiner Ergebnisse folgert Polejaiev: «Il résulte ... que le blastème jeune régénératif de la queue possède des capacités organisantes propres et, par conséquent, n'est pas nullipotent».

Da sich bei den älteren Wirbeltieren, im Gegensatz zu den frühen Entwicklungsstadien und den Wirbellosen, keine totipotenten Zellen (d. h. Zellen, die alle Gewebe bilden können) nachweisen lassen, muß man annehmen, daß das gesamte Zellmaterial bei ihnen determiniert ist. Wie das Beispiel der Linsenregeneration durch das Epithel des oberen Irisrandes bei Urodelen lehrt, darf man jedoch die Determination nicht im Sinne einer Unipotenz auffassen, vielmehr scheint die prospektive Potenz mancher Gewebe nicht mit ihrer prospektiven Bedeutung erschöpft zu sein. Totipotent sind bei den Wirbeltieren nur die Keimzellen und die ersten Blastomeren. Im Verlauf der Embryonalentwicklung muß eine allmähliche Potenzeinschränkung und damit eine Determinierung der Zellen erfolgen, die auf dem Gastrulastadium zu beginnen scheint. Nach Beendigung der Determinationsprozesse ist die Reaktionsmöglichkeit der Zellen festgelegt und eine Potenzänderung nicht möglich.

VI. Zusammenfassung.

1. Die Regenerationsvorgänge bei jungen Forellen, deren gesamte Schwanzflossenanlage kurz nach dem Schlüpfen entfernt wurde, beschränken sich im wesentlichen auf eine Verheilung der Wunde. Der normale Zustand wird in keinem Falle wiederhergestellt.

2. Die Epidermis regeneriert durch passive Verschiebung und aktive Wanderung der Epidermiszellen über die Wundfläche. Die aktive Wanderung erfolgt vor allem durch die Zellen der basalen Schichten. Die Zellen der Wundepidermis können kleine Gewebetrümmer phagozytieren. Größere Reste werden zu Vakuolen vereinigt und abgestoßen.

3. Die Zellen des Fibrocytennetzes werden durch die Wundsetzung aktiviert und bilden Histiocyten, Wanderzellen und Makrophagen. Aus ihnen entstehen keine „Regenerationszellen", die andersartige Gewebe aufbauen.

4. Nach der Wundsetzung degenerieren etwa 4—6 Muskelsegmente. Die Regeneration erfolgt durch Auswaschen der persistierenden Fasern

und durch Myoblasten, die sich an den Enden der Fasern bilden und mitotisch teilen können. Ein kleiner Teil der Myoblasten kann auch durch Entdifferenzierung ganzer Muskelfasern entstehen.

5. Die Regeneration der Chorda dorsalis beschränkt sich auf die Neubildung der Chordascheide durch Wucherungen des Chordaepithels und eine geringfügige Umwandlung von Epithelzellen in Chordazellen. Hinter dem neuen Chordaende bildet sich gewöhnlich ein Knorpel; er entsteht aus Chondroblasten, die von den letzten Hämal- und Neuralbögen nach hinten wandern.

6. Am Ende des Rückenmarks kann ein von Neuroblasten gebildeter dünner Anhang entstehen, in dem später Nervenfasern auftreten.

7. Bei einem Querschnitt vor dem After kann eine neue Afteröffnung am Hinterende gebildet werden.

8. Die angeschnittenen Flossenstrahlenträger regenerieren durch Anlagerung von Knorpel, wobei ihre Gestalt stark verändert wird.

9. Die bei der Regeneration auftretenden morphologisch undifferenzierten Zellen (Epidermiszellen, Myoblasten, Chondroblasten, Histiocyten usw.) sind rein morphologisch voneinander nicht zu unterscheiden, da sie als aktivierte und bewegliche Elemente ohne morphologische Differenzierungen das gleiche Aussehen haben. Aus ihrer Lage im Zellverband ergibt sich, daß sie nur die Gewebe bilden, aus denen sie entstanden sind. Eine Änderung ihrer Potenzen findet nicht statt. Es bildet sich nur Gleiches aus Gleichem. Totipotente Zellen sind nicht nachweisbar.

Literaturverzeichnis.

Banz, E.: Zur Morphologie und Histologie der Flossenregeneration bei Knochenfischen unter besonderer Berücksichtigung von *Misgurus fossilis* L. Zool. Anz. **112** (1935). — **Barfurth, D.:** Regeneration. Erg. Anat. **1** (1891a). — Versuche zur funktionellen Anpassung. Arch. mikrosk. Anat. **37** (1891b). — Zur Regeneration der Gewebe. Arch. mikrosk. Anat. **37** (1891c). — Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Bd. 3, Teil 3. 1906. — Regeneration und Transplantation. Erg. Anat. **22** (1914). — Methoden zur Erforschung der Regeneration bei Tieren. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 5, Teil 3. Berlin u. Wien 1923. — **Beigel, C.:** Beitrag zur Regeneration der Haut bei Knochenfischen. Ref. von J. Nusbaum. Roux' Arch. **34** (1912). — Zur Regeneration des Kiemendeckels und der Flossen der Teleostier. Ref. von J. Nusbaum. Roux' Arch. **34** (1912). **Benninghoff, A.:** Beobachtungen über Umformungen der Bindegewebszellen. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **99** (1923). — **Bert, P.:** Reproduction de l'extrémité caudale enlevée chez des poissons osseux. C. r. Soc. Biol. Paris II. s. **5** (1863). — **Birnie, J.:** Regeneration of the tail-fins of *Fundulus* embryos. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **66** (1934). — **Bogacki, K.:** Experimentelle Flossenregeneration bei europäischen Süßwasserfischen. Arch Entw.mechan. **22** (1906). — **Brohl, E.:** Die sog. Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. Jena. Z. Naturwiss. **45** (1909). — **Broussonet, M.:** Observations sur la régénération de quelques parties du corps des poissons. Hist. Acad. roy. Sci. Paris (1786). — **Czekanowskaja, O. W.:** Über die Regenerationsfähigkeit des Flußneunauges. Trav. Labor. Zool. expér. Morph. Animaux **4** (1935). — **Dürken, B.:** Experimentalzoologie. Berlin 1928. — **Duncker, G.:** Über Regeneration des Schwanzes bei Syngnathiden. Arch. Ent.mechan.

20/24 (1906/07). — **Ernst, P.:** Über Degeneration und Regeneration. II. Die Regeneration. Dtsch. med. Wschr. **48** (1922). — **Eskin, I. A.:** Zur Frage nach der Regeneration der Flossen bei den Knochenfischen. Zool. Anz. **79** (1928). — **Fischer, A.:** Gewebezüchtung, 3. Ausg. München 1930. — Über das Regenerationsproblem. Untersuchungen an Gewebezellen in vitro. Protoplasma (Berl.) **14** (1932). — **Fischer, A. u. E. Mayer:** Die Entwicklungsphysiologie der Gewebe. Naturwiss. **42** (1931). — **Fraisse, P.:** Über die Regeneration von Geweben und Organen bei Amphibien und Reptilien. Ber. Verslg dtsch. Naturforsch. u. Ärzte **1879**, 8. Sekt. — Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Kassel u. Berlin 1885. — **Gehlen, H. v.:** Über die Regeneration der quergestreiften Muskulatur. Arch. Entw.mechan. **135** (1937). — **Goetsch, W.:** Regeneration und Determination. Biol. Zbl. **45** (1925). — Organisatoren bei regenerativen Prozessen. Naturwiss. **14** (1926). — Das Regenerationsmaterial und seine experimentelle Beeinflussung. Arch. Entw.mechan. **117** (1929). — Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fischzwillingen. Verh. dtsch. zool. Ges. **1934**. — **Goetsch, W. u. W. Hellmich:** Feldtheorie, Gradientenlehre und relative Determination. Biol. Zbl. **51** (1931). — **Goetsch, W. u. O. Schindler:** Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fischlarven. Arch. Entw.mechan. **131** (1934). — **Graeper, L.:** Determination und Differenzierung. Arch. Entw.mechan. **98** (1923). — Entwicklungsmechanik der Wirbeltierextremitäten. Erg. Anat. **1927**. — **Grote, W., C. Vogt u. B. Hofer:** Die Süßwasserfische von Mittel-Europa. Halle 1909. — **Harabath, R.:** Über die Heilung von Schnittwunden der Haut bei Fischen. Virchows Arch. **268** (1928). — **Harms, W.:** Über funktionelle Anpassung bei Regenerationsvorgängen. Pflügers Arch. **132** (1910). — **Harrison, R. G.:** Über die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. mikrosk. Anat. **42** (1893). — **Heidenhain, M.:** Plasma und Zelle. Bd. 1, Jena 1907. Bd. 2, Jena 1911. — **Hellmich, W.:** Untersuchungen über Herkunft und Determination des regenerativen Materials bei Amphibien. Arch. Entw.mechan. **121** (1930). — **Hertwig, O.:** Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Jena 1893. — **Hofer, B.:** Über eine Mißbildung beim Hecht. Allg. Fisch.ztg **25** (N. F. **15**) (1900). — Über Mißbildungen beim Hecht. Allg. Fisch.ztg **26** (N. F. **16**) (1901). — **Hooker, D.:** Spinal cord regeneration in the young rainbow fish, *Lebistes reticulatus*.. J. comp. Neur. **56** (1932). — **Ide-Rozas, A.:** Die cytologischen Verhältnisse bei der Regeneration von Kaulquappenextremitäten. Arch. Entw.mechan. **135** (1937). — **Kasancev, W.:** Histologische Untersuchungen der Regenerationsprozesse nach der Amputation des Schwanzstiels und der Brustflossen bei jungen Lachsen (*Salmo salar* L.). Trav. Labor. Zool. expér. Morph. Animaux **4** (1935). — **Kasanzeff, W.:** Histologische Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge beim Anlegen von Ligaturen an die Extremitäten beim *Axolotl*. Arch. Entw.mechan. **121** (1930). — **King-Li-Pin** et **Tchang-Yung-Tai:** Sur la régénération des nageoires et des écailles chez les poissons rouges: *Carassius auratus*. C. r. Soc. Biol. Paris **105** (1930). — **Korschelt, E.:** Regeneration und Transplantation. Bd. 1: Regeneration. Berlin 1927. — **Kraske, P.:** Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der quergestreiften Muskeln. Habil.schr. Halle 1878. — **Krause, R.:** Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. Berlin u. Leipzig 1921. — **Krauss, F.:** Über die Genese des Chordaknorpels der Urodelen und die Natur des Chordagewebes. Arch. mikrosk. Anat. **73** (1908). — **Krieg, H.:** Über das geschichtete Plattenepithel. Grundzüge für ein kausales Verständnis seiner Organisation. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **100** (1929). — **Loeb, L.:** Über Regeneration des Epithels. Arch. Entw.mechan. **6** (1898). — **Lotz, Th.:** Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Cataphracten. Z. Zool. **16** (1864). — **Maglio, C.:** Esperienza di rigenerazione nei teleostei. Atti Soc. ital. Sci. natur. Milano **65** (1926). — Rigenerazione del midollo spinale nella ceca (*Anguilla vulgaris*). Atti Soc. ital. Sci. natur. Milano **65** (1926). —

La rigenerazione della pinna codale in *Cobitis taenia*. Arch. Zool. ital. Torino (Festschr. Rosa) **15** (1931). — **Marchand, F.:** Der Prozeß der Wundheilung mit Einschluß der Transplantation. Deutsche Chirurgie, Lief. 16. Stuttgart 1901. — **Maschtaler, G. A.:** Typen der Regeneration eines Schwanzteiles bei Fischen. Bull. Biol. et Méd. expér. **5** (1938). — **Maximow, A.:** Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. Beitr. path. Anat. Suppl. **5** (1902). Die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. mikrosk. Anat. **67** (1906). — Über entzündliche Bindegewebsneubildung beim *Axolotl*. Beitr. path. Anat. **39** (1906). — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe VIII: Die cytologischen Eigenschaften der Fibroblasten, Reticulumzellen und Lymphocyten des lymphoiden Gewebes außerhalb des Organismus, ihre genetischen Wechselbeziehungen und prospektiven Entwicklungspotenzen. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **97** (1923). — Bindegewebe und blutbildende Gewebe. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 2, Teil 1. 1927. — **Mazza, F.:** Sulla rigenerazione della pinna caudale in alcuni pesci. Atti Soc. Lig. Sci. natur. e Geogr. Genova **1** (1890). — **Möllendorff, M. v.:** Über Histiocytenbildung aus Fibrocytenreinkulturen des erwachsenen Kaninchens nach leichten chronischen Reizungen. Z. Zellforsch. **12** (1931). — Phagozytoseversuche mit Fibrozyten. Z. Zellforsch. **15** (1932). — **Möllendorff, W. v.:** Bindegewebsstudien. V. Die Ableitung der entzündlichen Gewebsbilder aus einer den Bindegeweben gemeinsamen Zellbildungsfolge. Z. Zellforsch. **6** (1928). — **Möllendorff, W. u. M. v.:** Das Fibrocytennetz im lockeren Bindegewebe; seine Wandlungsfähigkeit und Anteilnahme am Stoffwechsel. Z. Zellforsch. **3** (1926). — **Morgan, T. H.:** Regeneration in teleost. Arch. Entw.mechan. **10** (1900). — Further experiments on the regeneration of the tail of fishes. Arch. Entw.mechan. **16** (1902). — The physiology of regeneration. J. of exper. Zool. **3** (1906). — Regeneration (übersetzt v. Morzkowsky). Leipzig 1907. — **Morill, C. V.:** Regeneration of certain structures in *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **12** (1907). — **Münch, H.:** Über Regeneration in der Frühentwicklung. Defektoperationen im Gebiet der frühembryonalen Schwanzanlage bei Amphibien. Arch. Entw.mechan. **137** (1938). — **Nabrit, S. M.:** The rôle of the finrays in the regeneration in the tail fins of fishes (in *Fundulus* and goldfish). Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **56** (1929). — The rôle of the basal plate of the tail in regeneration in the tailfins of fishes. (*Fundulus* and *Carassius*). Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **60** (1931). — **Nardi, F.:** Das Verhalten der Schuppen erwachsener Fische bei Regenerations- und Transplantationsversuchen. Arch. Entw.mechan. **133** (1935). — Umdifferenzierung im Regenerationsgeschehen. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **45** (1936). — Über den Einfluß von Hunger und erhöhter Temperatur auf den Regenerationsverlauf bei Fischen. Arch. Entw.mechan. **135** (1937). — **Nusbaum, J.:** Zur Kenntnis der Heteromorphose bei der Regeneration der älteren Forellenembryonen (*Salmo irideus* W. Gibb.). Anat. Anz. **22** (1903). — Zur Teratologie der Knochenfische, zugleich ein Beitrag zu deren Regeneration. Arch. Entw.-mechan. **24** (1907). — Die entwicklungsmechanisch-metaplastischen Potenzen der tierischen Gewebe. Leipzig 1912. — **Nusbaum, J. u. S. Sidoriak:** Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen. Arch. Entw.mechan. **10** (1900). — **Oppel, A.:** Causal-morphologische Zellenstudien. V.: Die aktive Epithelbewegung, ein Faktor beim Gestaltungs- und Erhaltungsgeschehen. Arch. Entw.mechan. **35** (1913). — **Pearcy, J. F.** and **T. Koppanyi:** A further note on regeneration of the cut spinal cord in fish. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **22** (1924). — **Philipeaux, J. M.:** Expériences démonstrant que les nageoires des poissons ne se régénérent pas qu'à la condition qu'on laisse au moins sur place leur partie basilaire. C. r. Acad. Sci. Paris **68** (1869). — **Polejaiev, L.:** La valeur de la structure de l'organe et les capacités du blastème régénératif dans le processus de la détermination du régénérat. Bull. biol. France et Belg. **70** (1936). — **Przibram, H.:** Experimentalzoologie. Bd. II: Regeneration.

Leipzig u. Wien 1909. — Experimentalzoologie. Bd. IV: Zoonomie. Leipzig u. Wien 1929. — **Rauther, M.:** Die Syngnathiden des Golfes von Neapel. Fauna e Flora del Golfo di Napoli; 36. Monogr. Rom u. Berlin 1925. — **Ries, E.:** Grundriß der Histophysiologie. (Probleme der Biologie, Bd. II). Leipzig 1938. —**Roonwal, M. L.:** Über das Schneiden dotterreicher Eier. Zool. Anz. **110** (1935). — **Roux, W.:** Der Kampf der Teile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmäßigkeitslehre. Leipzig 1881. — **Sauter, V.:** Regeneration und Transplantation bei erwachsenen Fischen. Arch. Entw.mechan. **132** (1935). — **Schäfer, L. W.:** Die Regeneration der Kiemen und Flossenstrahlen beim Goldfisch (*Carassius auratus*). Jena. Z. Naturwiss. **70** (1936). — **Schäferna, K.:** Zur Frage der Bildung eines widernatürlichen Afters beim Karpfen und über Afterverschiebung bei einer Forelle. Anat. Anz. **64** (1927). — **Schaffer, J.:** Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. Z. Zool. **97** (1910). — Lehrbuch der Histologie und Histogenese, 2. Aufl. Leipzig 1922. — **Schaxel, J.:** Regenerations- und Transplantationsstudien. I. Zum Determinationsproblem. Zool. Anz. **78** (1928). — **Schimke, H.:** Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration am Karpfen (*Cyprinus carpio*). Inaug.-Diss. Ohlau, Schles. 1933. — **Schindler, O.:** Zur Regeneration der Schwanzflosse bei Salmonidenbrut. Arch. Entw.mechan. **137** (1938). — **Schmincke, A.:** Die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern bei den Wirbeltieren. (Eine vergleichend pathologisch-anatomische Studie.) I. Ichthyopsiden. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg N. F. **39** (1907). — **Schultz, E.:** Über Regenerationsweisen. Biol. Zbl. **24** (1904). — **Scott, G.:** Further notes on the regeneration of the fins of *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **12** (1907). — **Simoes-Raposo, L.:** La régénération de la moelle épinière et des ganglions rachidiens chez les amphibiens adultes (*Molge Waltlii* Michal.). Trav. Labor. Recherch. biol. Univ. Madrid **23** (1925). — **Staff, Fr.:** Über Mißbildungen des Darmes und Bildung eines widernatürlichen Afters (Anus praeternaturalis) bei Karpfen. Z. Fischerei **17** (N. F. **1**) (1915). — **Stolte, H. A.:** Erscheinungsform und Bedeutung totipotenter Körperzellen (Blastocyten) bei wirbellosen Tieren. (Blastocytenstudien IV.) Biol. Zbl. **55** (1935). — **Studnička, F. K.:** Über Regenerationserscheinungen im caudalen Ende des Körpers von *Petromyzon fluviatilis*. Arch. Entw.mechan. **34** (1912). — **Suworoff, E.:** Über die Regeneration der Flossen bei den Knochenfischen. Trav. Soc. Imp. Natural. Pétersbourg **33** (1904). — **Szily, A. v.:** Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle. Anat. Anz. **31** (1907). — **Taube, E.:** Über die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Tritonen mit Beteiligung ortsfremder Haut. Arch. mikrosk. Anat. **98** (1923). — **Tiedemann, Y.:** Beschreibung einiger seltener Tiermißgeburten. Dtsch. Arch. Physiol. **5** (1819). — **Tőrő, E.:** Über Einpflanzung von Gewebekulturen. Arch. exper. Zellforsch. **15** (1934). — Untersuchungen über die Potenz der Endothelzellen bei der Gefäßbildung in der Gewebekultur. Arch. exper. Zellforsch. **20** (1937). — **Tuge, H.** and **S. Hanzawa:** Physiological and morphological regeneration of the sectioned spinal cord in adult teleosts. J. comp. Neur. **67** (1937). — **Weiß, P.:** Experimentelle Organisation des Gewebewachstums. Biol. Zbl. **48** (1928). — **Wunder, W.:** Merkwürdige Ausheilung von Verletzungen beim Karpfen. Arch. Entw.mechan. **134** (1936). — Merkwürdige Gestaltsveränderung der Flossen beim Karpfen nach Verletzungen. Z. Fischerei **34** (1936). — Unzweckmäßige und zweckmäßige Verheilungen schwerer Verletzungen beim Karpfen. Verh. dtsch. zool. Ges. **1936**. — Versuche über die Ausheilung von Verletzungen beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Arch. Entw.mechan. **137** (1938). — **Wunder, W.** u. **H. Schimke:** Wundheilung und Regeneration beim Karpfen. Arch. Entw.mechan. **133** (1935).

Lebenslauf.

Als Sohn des Architekten Hugo Heger und seiner Ehefrau Helene, geb. Jacob wurde ich am 4. Dezember 1912 in Breslau geboren. Von Ostern 1919 bis 30. Oktober 1921 besuchte ich die Vorschule von Zawadski. Am 1. November 1921 trat ich in die Bender-Oberrealschule in Breslau ein, die ich Ostern 1931 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Vom Sommersemester 1931 an studierte ich mit einigen Unterbrechungen an der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau. Meine Studienfächer waren: Zoologie, Botanik, Geologie, Mineralogie, Geographie, Rassenkunde und Chemie. Im Juni 1934 bestand ich die Prüfung als Mittelschullehrer. Als solcher war ich von Anfang Oktober 1937 bis Ende März 1938 vertretungsweise an einer Privatschule in Beuthen O/S. beschäftigt.

Hans Heger